

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Научно-теоретический журнал ● Основан в 1955 г. ● Выходит 1 раз в 2 месяца

Том 31, № 2, март — апрель, 1985

Киев Наукова думка

УДК 612.825

В. Д. Тараненко, К. Кашайова

РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ ХРОНИЧЕСКИ ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОЛОСКИ АССОЦИАТИВНОЙ КОРЫ МОЗГА КОШКИ (ПОЛЕ 5) НА ВНУТРИКОРКОВОЕ РАЗДРАЖЕНИЕ

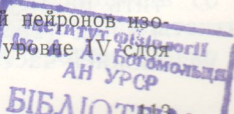
Отличительной чертой структурно-функциональной организации ассоциативных зон неокортекса является полимодальный характер афферентных входов [1—4, 6—8, 18], с чем связано и наличие значительно большего числа двусторонних внешних связей с подкорковыми образованиями мозга и другими областями коры по сравнению с проекционными зонами. В частности, Маунткэсл [18] указывает, что для поля 7 установлено 17 таких связей, тогда как для стриарной коры — только 10. Этот факт существенным образом определяет характер и особенности межнейронных взаимоотношений в ассоциативных зонах, обеспечивая возможность более сложных интегративных процессов, характерных для гомотипической коры мозга.

Для понимания функциональной организации ассоциативной коры мозга, выяснения роли в этой организации афферентных связей и нейронов, обеспечивающих кортикофугальные связи, целесообразным, на наш взгляд, является проведение исследования на полоске ассоциативной коры через три недели после ее изоляции, когда в ней практически заканчиваются дегенеративные процессы [7, 16, 20] и еще не проявляются регенеративные изменения [20]. Кроме того, в опытах на хронически изолированных по нервным связям полосках коры можно исследовать внутреннюю функциональную организацию взаимодействия интернейронов различных, и в том числе ассоциативных, зон мозга, которые все еще остаются наименее изученными [1].

Ранее нами исследованы реакции нейронов на внутрикорковое раздражение (ВКР) в остро- [13] и хронически [14] изолированных полосках слуховой коры, а также в остроизолированной полоске теменной ассоциативной коры мозга кошки [12]. В настоящей работе представлены данные об импульсных ответах нейронов поля 5 ассоциативной коры на ВКР через три недели после изоляции.

Методика. Опыты выполнены на взрослых кошках, у которых заранее осуществляли полную нейрональную изоляцию участка ассоциативной коры (поле 5) по ранее описанной методике [12—14, 20].

Через три недели приступали к исследованию импульсных реакций нейронов изолированной полоски на ВКР. Раздражающие электроды размещали на уровне АУ 5, если



коры. Подготовительные операции проводили под нембуталовым наркозом (25 мг/кг, внутривенно). Регистрацию импульсной активности нейронов начинали через 6 ч после введения нембутала. К этому времени животное обездвигивали тубокурарином (1 мг/кг) и переводили на искусственное дыхание. Раневые поверхности периодически инфильтрировали 0,5 % раствором новокаина.

Локализацию реагирующих нейронов определяли по индикатору микроманипулятора, а толщину слоев и полноту изоляции — на гистологических препаратах, окрашенных по методике Ниссля.

Результаты. Внеклеточно исследованы реакции 936 нейронов полоски ассоциативной коры (поле 5) мозга кошки через три недели после изоляции в четырех сериях опытов: при расстоянии между точками введения в мозг отводящего и раздражающего электродов 0,5; 1,0; 2,0 и 3,0 мм.

Только 14 нейронов изолированного участка ассоциативной коры обладали фоновой импульсной активностью. Основным типом реакций нейронов полоски на ВКР были одиночные потенциалы действия (ПД). Такой ответ был зарегистрирован у 94,2 % нейронов; 4 % нейронов реагировали на раздражение двумя-тремя ПД. Часть нейронов (1,8 %) генерировала в ответ на ВКР разряды в виде пачки импульсов, состоящей из 4—12 ПД, возникающих с частотой 200—300 Гц.

Для фоновоактивных нейронов характерным было возникновение нерегулярных ПД с частотой 1—2 импульса в 0,5—5 с. Только 4 нейрона длительно генерировали импульсные разряды с частотой 25—30/с, причем одиночные раздражения силой 2—3 порога вызывали у них торможение фоновой импульсации на 200—500 мс. Что касается нейронов, обладающих низкочастотной фоновой электрической активностью, то 6 из них отвечали на ВКР одиночными ПД.

Расположение фоновомолчащих нейронов, реагировавших на ВКР одиночными ПД, по глубине в объеме полоски коры радиусом 3 мм характеризовалось преобладанием их на уровне 0,2—1,6 мм с относительно равномерным распределением в указанных пределах. В первом слое обнаружено всего 16 нейронов (1,7 %), глубже 1,6 мм (нижняя часть VI слоя) — 11,5 % реагировавших на ВКР нейронов.

Продолжительность скрытых периодов реакций варьировала от 1 до 20 мс. 89,5 % нейронов реагировали на ВКР ПД со скрытым периодом до 8 мс. У остальных нейронов он был больше, но только 2,2 % нервных клеток имели скрытый период реакции на ВКР более 12 мс. В целом большая часть нейронов реагировала на ВКР после двух—четырех синаптических переключений.

Распределение реагировавших нейронов по продолжительности скрытых периодов и глубине расположения в каждой серии опытов отличалось определенными особенностями.

Импульсные реакции нейронов полоски при расстоянии 0,5 мм между точками введения в кору раздражающего и отводящего электродов. В этих опытах зарегистрированы импульсные реакции 227 нейронов. 6,2 % из них имели скрытый период реакции до 1 мс (рис. 1, а, б). Минимальный скрытый период ответа составил 0,6 мс и был зарегистрирован лишь у одного нейрона II слоя. У 58,2 % нейронов ответы возникали со скрытым периодом 1,2—3,0 мс, что в большинстве случаев соответствует моносинаптическому возбуждению. Несколько меньше количество нейронов, вовлекаемых в реакцию ди- или трисинаптически с латентным периодом 3,1—5,0 мс; их число составило 25,6 %. Со скрытым периодом более 5 мс реагировали 10 % нейронов. Максимальный латентный период ответа в этой серии опытов составил 11,5 мс.

Как видно на рис. 1, а, в, нейроны, реагирующие на ВКР на расстоянии 0,5 мм, обнаружены по всей глубине изолированного участка коры. Несколько более высокую плотность распределения можно отметить на глубине 0,5—0,8 мм (23,3 %), 0,9—1,1 мм (15,8 %) и 1,2—1,6 мм (25,2 %). Мало реагировавших нейронов обнаружено в I, II и нижней части VI слоя.

Следует обратить внимание на распределение по глубине нейронов с одинаковыми латентными периодами реакций. Так, нейроны, отвечавшие на ВКР со скрытым периодом до 1 мс, обнаружены на глубине 0,6—1,7 мм от поверхности коры с максимумом на уровне 0,9—1,0 мм. Дисинаптически реагирующие нейроны встречались по всей глубине трехнедельно изолированной полоски, однако больше всего их обнаружено на глубине 0,5—0,9 мм, т. е. на уровне нижней части III и верхней части IV слоев. Если нейроны I—IV слоев реагировали на ВКР,

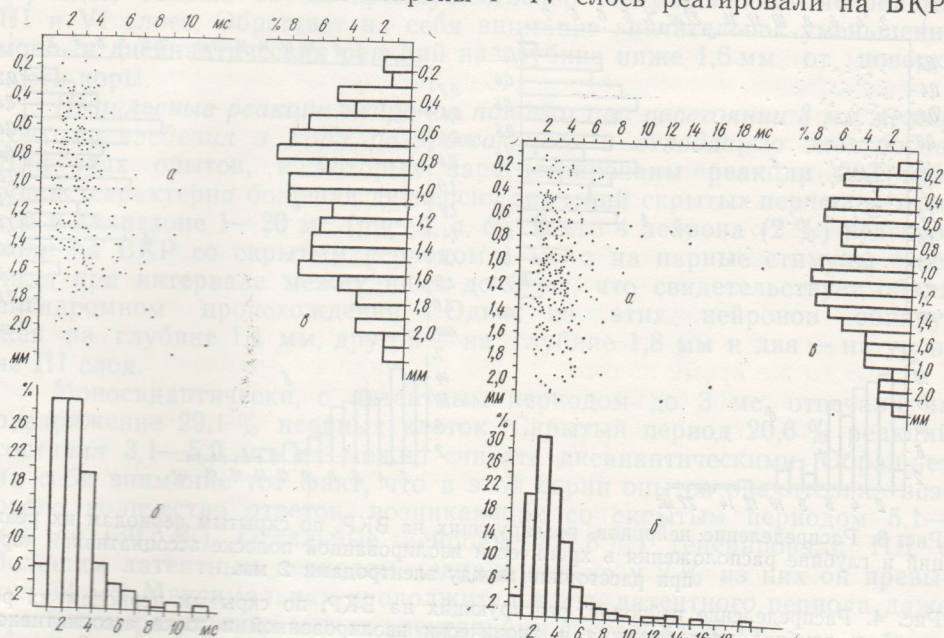


Рис. 1. Распределение нейронов, реагирующих на ВКР, по скрытым периодам их реакций и глубине расположения в хронически изолированной полоске ассоциативной коры мозга кошки (поле 5) при расстоянии между раздражающим и отводящим электродами 0,5 мм;

а — корреляционное поле реагирующих нейронов по глубине расположения и скрытому периоду их реакции. Точками обозначены реагирующие нейроны. По горизонтали — время (мс), по вертикали — глубина (мм); б — гистограмма скрытых периодов реакций. По горизонтали — время (мс), по вертикали — количество нейронов (%); в — гистограмма распределения этих же нейронов по глубине расположения. По горизонтали — количество нейронов (%), по вертикали — глубина (мм).

Рис. 2. Распределение нейронов, реагирующих на ВКР, по скрытым периодам их реакций и глубине расположения в хронически изолированной полоске ассоциативной коры при расстоянии между электродами 1 мм.

Здесь и далее обозначения те же, что и на рис. 1.

приложенное на расстоянии 0,5 мм, в основном моно- и дисинаптически (только у одного нейрона IV слоя скрытый период реакции превысил 5 мс), то большая часть длиннотентных ответов в этой серии опытов зарегистрирована у нейронов V и верхней части VI слоя (рис. 1, а). Импульсные реакции нейронов полоски при расстоянии 1 мм между точками введения в кору раздражающего и отводящего электродов. Из 259 нейронов, зарегистрированных в этой серии опытов, 3,1 % реагировали со скрытым периодом до 1 мс (рис. 2, а, б). Реакции этих нейронов были антидромными. К этой же группе можно отнести еще 0,8 % нейронов, реагирующих со скрытым периодом 1,2 мс, так как при нанесении парных раздражений было обнаружено, что их рефрактерность не превышала 2,5—3 мс. Реакции 49,7 % нейронов возникали со скрытым периодом 1,5—3,0 мс, и их можно в большинстве случаев считать моносинаптическими. Как видно на рис. 1 и 2, количество моносинаптических ответов на расстоянии 1 мм от области ВКР уменьшилось по сравнению с предыдущей серией почти на 8 %. В то же время возросло более чем на 10 % количество ответов со скрытым периодом 3,1—5,0 мс, которые составили 34 %. Длиннотентные ответы были зарегистрированы у 12,4 % нейронов, причем только у отдель-

ных из них латентный период реакции превысил 10 мс. Максимальный скрытый период реакции нейрона составил 20 мс.

Основная масса реагирующих на ВКР нейронов обнаружена на глубине 0,2—1,8 мм — 87 % (рис. 2, в). При этом наибольшее число из них приходится на уровень 0,9—1,4 мм, что соответствует в основном V слою. В отличие от предыдущей серии опытов, при расстоянии между раздражающим и отводящим электродами 1 мм значительно боль-

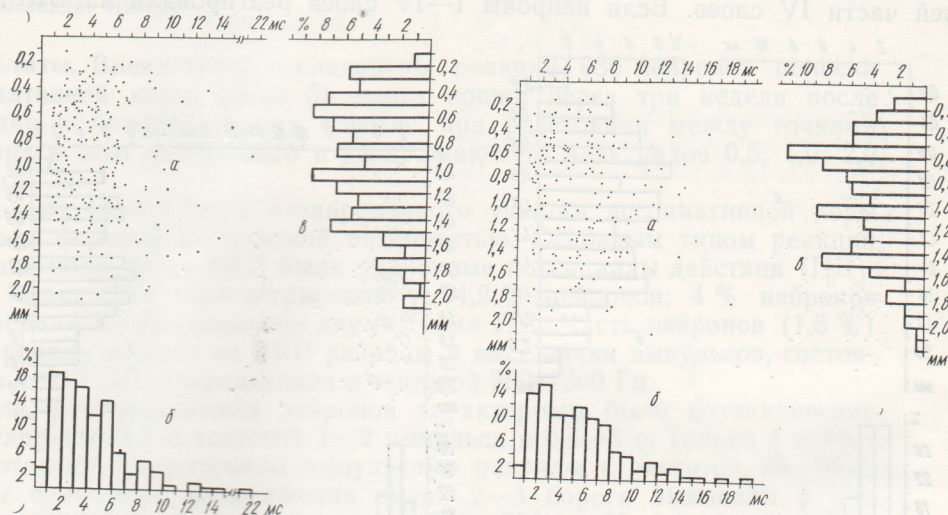


Рис. 3. Распределение нейронов, реагирующих на ВКР, по скрытым периодам их реакций и глубине расположения в хронически изолированной полоске ассоциативной коры при расстоянии между электродами 2 мм.

Рис. 4. Распределение нейронов, реагирующих на ВКР, по скрытым периодам их реакций и глубине расположения в хронически изолированной полоске ассоциативной коры при расстоянии между раздражающим и отводящим электродами 3 мм.

ше нейронов обнаружено во II слое. Хотя этот слой коры в поле 5 имеет толщину всего около 100 мкм, плотность отвечающих нейронов в нем высока (рис. 2, а).

Анализ распределения по глубине нейронов, реагирующих с одинаковым скрытым периодом, показал, что антидромные ответы, как и в предыдущей серии, генерировали преимущественно нейроны IV—V слоев (0,6—1,4 мм). Моносинаптически реагирующие нейроны встречались относительно равномерно во всех слоях полоски. Как видно на рис. 2, а, их значительно меньше в нижней части IV слоя. Нейроны со скрытым периодом реакций 3,1—5,0 мс также обнаружены по всей глубине полоски с максимумом на уровне V слоя.

Со скрытым периодом 6—10 мс реагировали нейроны II—V слоев. Из 6 нейронов, отвечающих на ВКР потенциалом действия с латентным периодом более 10 мс, 4 нейрона обнаружены на глубине 0,7—1,0 мм, 2 — на глубине 2,0—2,2 мм.

Импульсные реакции нейронов полоски при расстоянии 2 мм между точками введения в кору раздражающего и отводящего электродов. В следующих опытах анализируются импульсные реакции 247 нейронов хронически изолированной полоски ассоциативной коры. Увеличение расстояния между точками введения в кору раздражающего и отводящего электродов до 2 мм привело к еще большему уменьшению числа антидромных (3,2 %), моно- (36 %) и дисинаптических (27,9 %) ответов (рис. 3). В то же время количество полисинаптически реагирующих нейронов с латентным периодом реакции, превышающим 5 мс, возросло более чем в 3 раза по сравнению с первой и более чем в 2,5 раза по сравнению со второй сериями опытов, составив 32,9 %. Однако только 3,2 % из них отвечали со скрытым периодом более 10 мс. С максимальным скрытым периодом (21,5 мс) реагировал всего один нейрон IV слоя.

Большинство нейронов (86,9 %), реагирующих на ВКР, расположены на глубине 0,2—1,5 мм, что соответствует II—V слоям и верхней части VI слоя. В пределах указанной глубины полосы относительно плотной группой распределилось большинство нейронов со скрытым периодом реакции 1—6 мс с некоторым преобладанием на уровне III, V и верхней части VI слоя. Полисинаптически реагирующие нейроны обнаружены по всей глубине полосы, однако ответы с латентным периодом больше 10 мс преимущественно генерировались нейронами III и VI слоев. Обращает на себя внимание значительное уменьшение моно- и дисинаптических реакций на глубине ниже 1,6 мм от поверхности коры.

Импульсные реакции нейронов полосы при расстоянии 3 мм между точками введения в кору раздражающего и отводящего электродов. Для этих опытов, в которых зарегистрированы реакции 203 нейронов, характерна большая дисперсия значений скрытых периодов ответов в диапазоне 1—20 мс (рис. 4, а, б). Всего 4 нейрона (2 %) реагировали на ВКР со скрытым периодом 1 мс, а на парные стимулы отвечали при интервале между ними до 3 мс, что свидетельствует об их антидромном происхождении. Один из этих нейронов обнаружен на глубине 1,1 мм, другой — на глубине 1,8 мм и два — на уровне III слоя.

Моносинаптически, с латентным периодом до 3 мс, отвечали на раздражение 29,1 % нервных клеток. Скрытый период 20,6 % реакций составил 3,1—5,0 мс; их можно считать дисинаптическими. Обращает на себя внимание тот факт, что в этой серии опытов значительно возросло количество ответов, возникающих со скрытым периодом 5,1—8,0 мс (30,5 %). Остальные нейроны (17,8 %) генерировали ПД с большим латентным периодом. Однако только у 2 % из них он превысил 14 мс. Максимальная продолжительность латентного периода даже при таком расстоянии между электродами составила 20 мс.

Распределение реагировавших нейронов по глубине изолированной полосы коры характеризовалось в этой серии наличием трех максимумов: на глубине 0,5—0,7 мм (19,7 %), 1,0—1,1 мм (8,9 %) и 1,4—1,5 мм (8,4 %), что хорошо иллюстрирует рис. 4, в. Наибольшая плотность реагировавших нейронов была характерна для III слоя, самая низкая — для нижней части VI слоя. Нейроны, реагировавшие на ВКР со скрытым периодом более 8 мс, обнаружены главным образом в IV, V и верхней части VI слоя.

Обсуждение результатов. Результаты наших опытов показали, что нейроны полосы ассоциативной коры мозга кошки через три недели после ее изоляции сохраняют способность отвечать на приложенное внутрикорковое раздражение разными типами импульсных реакций. Учитывая особенности структурных изменений в хронически изолированном участке коры [7, 16, 20], можно предположить, что все эти реакции являются результатом деятельности собственно корковых интернейронов, функционально связанных между собой.

В трехнедельно изолированной полоске коры процессы дегенерации по-разному сказались на возможности вовлечения нейронов всех слоев в реакции возбуждения в разных звеньях нейронных цепей. По мере увеличения расстояния между раздражающим и отводящим электродами увеличивалось количество полисинаптических ответов, хотя максимальные значения скрытых периодов ответов, за исключением реакций нейронов первой серии, оставались примерно одинаковыми, не превышая 21,5 мс. Большинство нейронов, реагирующих полисинаптически, отвечали на ВКР со скрытым периодом до 16 мс. По этому показателю реакции нейронов хронически изолированной полосы практически не отличались от ответов нейронов остроизолированной полосы ассоциативной коры и других зон неокортекса [9, 12—15]. Это подтверждает сделанное нами предположение [14], что основным фактором, определяющим протяженность большинства нейронных цепей в коре, являются внутрикорковые межнейронные связи.

При этом интересно отметить, что если в хронически изолированной полоске ассоциативной коры при увеличении расстояния между электродами диапазон скрытых периодов возрастал по сравнению с первой серией и был примерно одинаковым во второй — четвертой сериях, то в полоске слуховой коры мозга зависимость была иной — с увеличением расстояния между раздражающим и отводящим электродами диапазон скрытых периодов сужался [13, 14]. Очевидно, в слуховой коре интенсивнее развиваются и протекают процессы латерального торможения, что может обеспечивать контрастирование сигнальной функции залпа возбуждения, в то время как в ассоциативной коре волна возбуждения должна обеспечивать прежде всего протекание сложных интегративных процессов.

Сопоставляя результаты исследований, проведенных в области поля 5 в условиях острого [12] и хронического экспериментов, необходимо отметить, что в хронически изолированной полоске ассоциативной коры количество ди- и полисинаптических ответов на ВКР в каждой серии опытов было несколько больше, чем в остро изолированной полоске. Это увеличение наиболее отчетливо проявилось на расстоянии 0,5 мм от точки ВКР. Причем количество дисинаптических ответов увеличилось более чем в 3 раза, а ответов с большим скрытым периодом — в 5 раз. В то же время почти в 2 раза расширился диапазон абсолютных значений величины скрытого периода (12 против 6,2 мс). Большинство этих полисинаптических ответов зарегистрировано в V и VI слоях. Ранее нами было показано [12], что в остро изолированной полоске ответы со скрытым периодом более 5 мс регистрировались и в III—IV слоях. Очевидно, для формирования полисинаптических ответов в этих слоях на указанном расстоянии от точки ВКР необходимым условием является целостность афферентных волокон.

Следует обратить внимание на то, что на расстоянии 0,5 мм от области раздражения в остро изолированной полоске ассоциативной коры антидромные и моносинаптические ответы составили 86 % [12], тогда как в трехнедельной полоске их количество уменьшилось до 64,4 %. Это позволяет предположить, что афферентные волокна, входящие в кору, образуют большое количество коллатералей, которые заканчиваются на нейронах, расположенных почти по всей толще изолированного участка, и обеспечивают возможность синхронного вовлечения в реакцию значительного числа нейронов в непосредственной близости от очага возбуждения.

Распределение по продолжительности скрытых периодов нейронов, реагировавших на ВКР импульсными разрядами на расстоянии 1 мм от ВКР, в остро и хронически изолированных полосках также определенным образом отличается, хотя эти различия менее выражены, чем в предыдущей серии. При примерном равенстве количества моносинаптических ответов, в трехнедельной полоске существенно возросло количество дисинаптических ответов (более чем на 10 %). В то же время уменьшилось количество полисинаптических ответов при таком же значении максимальной величины скрытых периодов. Максимум реагирующих нейронов в III слое хотя и сохранился, но перестал быть основным. Более выраженным стал максимум в V слое и прилегающих участках IV и VI слоев. Все это свидетельствует о том, что афферентные волокна и их терминали принимают участие в обеспечении реверберации возбуждения внутри неокортекса. Отсутствие у них длительной рефрактерности позволяет волне возбуждения многократно возвращаться на одни и те же афференты. На такую возможность указывает также существование в коре мозга аксо-аксональных синаптических связей [5, 17, 19, 21]. Одновременно через систему таких связей может осуществляться внутрикорковый контроль афферентных входов.

Отсутствие значительных различий в распределении по глубине и продолжительности скрытых периодов ответов у нейронов, реагировавших возбуждением на ВКР в III и IV сериях опытов (2 и 3 мм) в остро- и хронически изолированных полосках ассоциативной коры

указывает, по нашему мнению, на уменьшение роли афферентов в вовлечении в реакцию нейронов, расположенных вдали от места возникновения возбуждения в коре.

V. D. Taranenko, K. Kassayova

NEURON RESPONSES TO INTRACORTICAL STIMULATION IN CHRONICALLY ISOLATED SLABS OF CAT ASSOCIATIVE CORTEX (AREA 5)

Responses of 936 three-week isolated associative cortex slab neurons to intracortical stimulation (ICS) were investigated in cats. ICS was applied by means of four stimulating electrodes, arranged at distances of 0.5, 1.0, 2.0 and 3.0 mm from the recording microelectrode. Principal type of isolated cortex slab neuron responses to ICS were found to be single action potentials. The number of monosynaptic responses decreased in the chronically isolated cortex slab as compared to the acute one, which indicated that synchronizing function of afferent fibres was reduced in the associative cortex slab. It is confirmed that primary information processing lasts for the first 20-25 ms in the cortex. A conclusion is made that afferent fibres can take part in a formation of complicated functional intracortical neuron chains as well as in intracortical reverberation of excitation impulses.

State University, Odessa

Список литературы

1. Адрианов О. С. О принципах организации интегративной деятельности мозга. — М.: Медицина, 1976.—279 с.
2. Адрианов О. С., Полякова А. Г. Особенности связей вентробазального комплекса таламуса с теменной и соматосенсорной областями коры мозга кошки. — Журн. высш. нерв. деятельности, 1972, 22, № 5, с. 1039—1045.
3. Бабминдра В. П., Брагина Т. А. Структурные основы межнейронной интеграции. — Л.: Наука, 1982.—164 с.
4. Батуев А. С. Кортикальные механизмы интегративной деятельности мозга. — Л.: Наука, 1978.—53 с.
5. Брагина Т. А. Две разновидности аксо-аксональных синапсов в двигательной зоне коры мозга кошки. — Докл. АН СССР, 1977, 234, № 4, с. 968—970.
6. Казаков В. Н., Измestьев В. А. Реакции нейронов теменной ассоциативной области на раздражение первичных сенсорных зон. — Нейрофизиология, 1972, 4, № 5, с. 524—530.
7. Новожилова А. П., Бабминдра В. П. Межнейронные связи деафферентированного островка коры мозга. — Докл. АН СССР, 1980, 250, № 5, с. 1245—1246.
8. Полякова А. Г. Функциональная организация ассоциативной коры головного мозга. — М.: Наука, 1977.—165 с.
9. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы. — Киев: Наук. думка, 1977.—215 с.
10. Серков Ф. Н., Генис Е. Д. О перестройке синаптического аппарата в хронически изолированном участке коры мозга кошки. — Физиол. журн., 1980, 26, № 4, с. 524—531.
11. Сторожук В. М. Функциональная организация нейронов соматической коры. — Киев: Наук. думка, 1974.—270 с.
12. Тараненко В. Д., Кашайова К. Реакции нейронов изолированной полоски ассоциативной коры (поле 5) мозга кошки на внутрикорковое раздражение. — Физиол. журн., 1983, 29, № 2, с. 168—175.
13. Тараненко В. Д., Рабцевич М. А. Реакции нейронов изолированной полоски слуховой коры мозга кошки на внутрикорковое раздражение. — Нейрофизиология, 1982, 14, № 1, с. 85—93.
14. Тараненко В. Д., Рабцевич М. А. Реакции нейронов трехнедельной изолированной полоски слуховой коры на внутрикорковое раздражение. — Там же, № 5, с. 462—469.
15. Шуранова Ж. П. Исследование элементарных рабочих механизмов в коре большого мозга млекопитающих. — М.: Наука, 1977.—200 с.
16. Creutzfeldt O., Struck G. Neurophysiologie und Morphologie der chronisch isolierten Cortexinsel der Katze: Hirnpotentiale und Neurontätigkeit einer isolierten Nervenzellpopulation ohne afferente Fasern. — Arch. Psychiatr. Z. Neurol., 1962, 203, N 6, S. 708—731.
17. Jones E. G., Powell T. P. S. Electron microscopy of the somatic sensory cortex of the cat. I. Cell types and synaptic organization. — Phil. Trans. R. Soc. Lond., B., 1970, 257, N 812, p. 1—11.
18. Mountcastle V. B. (Маунткасл В.). Организующий принцип функции мозга — эле-