

15. *Сторожук В. М.* Функциональная организация нейронов соматической коры.— Киев: Наук. думка, 1974.— 270 с.
16. *Andersen P., Sears T. A.* The role of inhibition in the phasing of spontaneous thalamocortical discharge.— *J. Physiol.*, 1964, 173, N 3, p. 459—480.
17. *Chang H. T.* The repetitive discharges of cortico-thalamic reverberating circuit.— *J. Neurophysiol.*, 1950, 13, N 3, p. 193—206.
18. *Lorente de Nó R.* Studies on the structure of the cerebral cortex.— *J. Psychol. Neurol.*, 1934, 46, p. 113—177.

Ин-т физиологии им. И. П. Павлова АН СССР,  
Ленинград

Поступила 01.04.85

УДК 612.825

А. Г. Сухов, Т. К. Лапенко

## НЕЙРОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ТОРМОЖЕНИЯ В КОЛОНКАХ СОМАТИЧЕСКОЙ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА КРЫСЫ

Показано, что обработка информации о различных параметрах стимула осуществляется функциональными нейронными ансамблями, которые формируются и действуют на структурной основе колончатой организации коры мозга [3]. В соматической коре крысы формирование того или иного реального ансамбля на основе данной колонки существенным образом определяется процессами внутрикорткового торможения [4]. Однако, как отметил Маунткасл [9], одним из наиболее важных и наименее изученных разделов колончатой организации коры является вопрос о путях и механизмах взаимодействия корковых колонок в процессе анализаторной деятельности мозга. В настоящей работе приводятся некоторые данные относительно структурно-функциональной организации путей тормозного взаимодействия колонок соматической коры крысы, которые в зоне проекции вибрисс на уровне IV слоя имеют четкое цитоархитектоническое выражение в форме так называемых «бочонков» [10].

### Методика

Опыты выполнены на белых крысах, обездвиженных тубокурарином. Трепанацию черепа осуществляли под легким эфирным наркозом с последующей обработкой кожного разреза новокаином. Отведение импульсной активности проводили одновременно 2—4 капиллярными микроэлектродами с диаметром кончика 1—2 мкм и сопротивлением 5—7 МОм.

Ответы нейронов соматической коры в зоне проекции вибрисс регистрировали фоторегистратором ФОР-2 покадрово с экрана осциллографа С1-18, работавшего в режиме ждущей развертки, что позволяло осуществлять суперпозицию лучей.

Стимуляцию 2—3 вибрисс одновременно или с различной задержкой осуществляли 2—3 пьезокерамическими пластинками, напряжение на которые подавали с различных каналов трехканального стимулятора ГЭФИ-ЗБУ.

В конце каждого опыта тонкие части регистрирующих микроэлектродов обрезали под контролем микроскопа МБС-2 и мозг крысы вместе с кончиками микроэлектродов перфузировали через аорту сначала физиологическим раствором, а затем 10% нейтральным формалином. Через 10—12 ч после перфузии кончики микроэлектродов удаляли, мозг извлекали из полости черепа и дофиксировали в растворе формалина в течение 2 нед. После обычной гистологической проводки и заливки в целлоидин готовили тангенциальные срезы коры толщиной 80—100 мкм. По локализации треков регистрирующих микроэлектродов уточняли расположение зарегистрированных нейронов в том или ином бочонке.

Структурную организацию связей нейронов соседних колонок изучали методом метки ретроградного аксонного транспорта экзогенной пероксидазой хрена, 33% вод-

ный раствор которой в дозе 0,02—0,05 мкл вводили через полумикроэлектрод с диаметром кончика 50—100 мкм в электрофизиологически определенный бочонок. Меченные пероксидазой хрена клетки выявляли методом Грэхем и Карновски [1966]:

### Результаты и их обсуждение

В соматической коре крысы в зоне проекции вибрисс функциональные колонки нейронов, объединенные общностью иннервации от одной вибриссы, выявляются не только электрофизиологически, но и морфологически, на уровне IV слоя в форме бочонков. Каждый бочонок яв-



Рис. 1. Зависимость ответов двух нейронов от локализации стимулируемых вибрисс. А, В, С, Д — обозначение рядов бочонков, выявленных при гистоконтроле расположения трекков, на тангенциальном срезе соматической коры. 1, 2, 3, 4, 5 — номера бочонков в рядах. Нейрон, ответы которого представлены на верхнем луче осциллограммы, располагался в стенке бочонка С<sub>2</sub>, нейрон с ответом на нижнем луче находился в стенке бочонка С<sub>3</sub>. Стрелки указывают локализацию трекков. Каждая запись — результат наложений 10 пробегов луча. Ответы, представленные в каждом бочонке, получены при стимуляции соответствующей вибриссы.

ляется корковым представителем одной определенной вибриссы, а поле бочонков является топически организованной проекцией в кору совокупности всех вибрисс. Изучение структуры рецептивных полей нейронов соматической коры показало, что у большинства клеток центральная возбуждающая часть рецептивного поля окружена тормозной зоной, которая лучше выражена у нейронов IV слоя коры. Аналогичные данные были получены и на соматической коре кошки в зоне проекции вибрисс [8]. Опыты с ионофорезом пикротоксина [1, 2] показали, что это окружающее торможение имеет не проекционный, а внутрикортковый характер и играет активную роль в ограничении размера возбуждающего рецептивного поля. Очевидно, благодаря этому механизму афферентного торможения около половины нейронов IV слоя имели узкое рецептивное поле, ограниченное одной вибриссой. Примером такого рецептивного поля могут быть ответы двух одновременно зарегистрированных нейронов, один из которых находился на треке в стенке бочонка С<sub>2</sub>, а другой в стенке бочонка С<sub>3</sub>. Пространственная реконструкция ответов этих нейронов на стимуляцию различных вибрисс представлена на комбинированном рис. 1, где представлена микрофотография тангенциального среза поля бочонков, причем в полости каждого бочонка представлен ответ пары нейронов, который вызывался отклонением соответствующей данному бочонку вибриссы. Как видно из рисунка, каждый из нейронов отвечал коротколатентной первичной

активацией на стимуляцию одной соответствующей вибриссы и торможился при стимуляции всех окружающих вибрисс.

Опыты с последовательной стимуляцией двух соседних вибрисс показали, что тормозящие входы от окружающих вибрисс в случае предшествующей их стимуляции могут эффективно блокировать не только фоновую активность, но и вызванную как у отдельного нейрона, так и у ансамбля возбужденных клеток в целом, о чем свидетельствует угнетение не только импульсного, но и фокального ответа на тестирующую

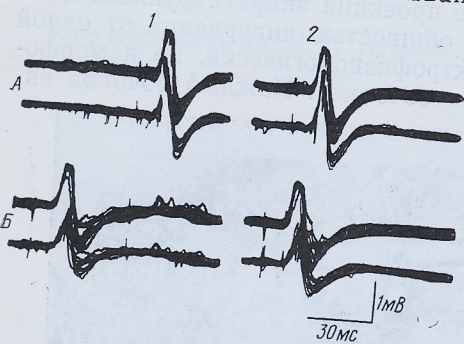


Рис. 2. Тормозящее влияние соседнего афферентного входа на импульсную и фокальную активность в бочонке С<sub>3</sub>.

А — безусловные ответы на стимуляцию вибриссы С<sub>3</sub>, Б — подавление ответа на стимуляцию вибриссы С<sub>3</sub>, предшествующей стимуляцией вибриссы С<sub>2</sub>. 1 — межстимульный интервал 10 мс, 2 — межстимульный интервал 45 мс. Каждая запись — результат наложений 10 пробегов луча.

ший стимул, что показано на рис. 2. Латентные периоды тормозящих влияний соседних афферентных входов обычно превышают латентный период возбуждения в данной центральной колонке всего лишь на 2—3 мс, что исключает участие медленнопроводящих афферентных путей

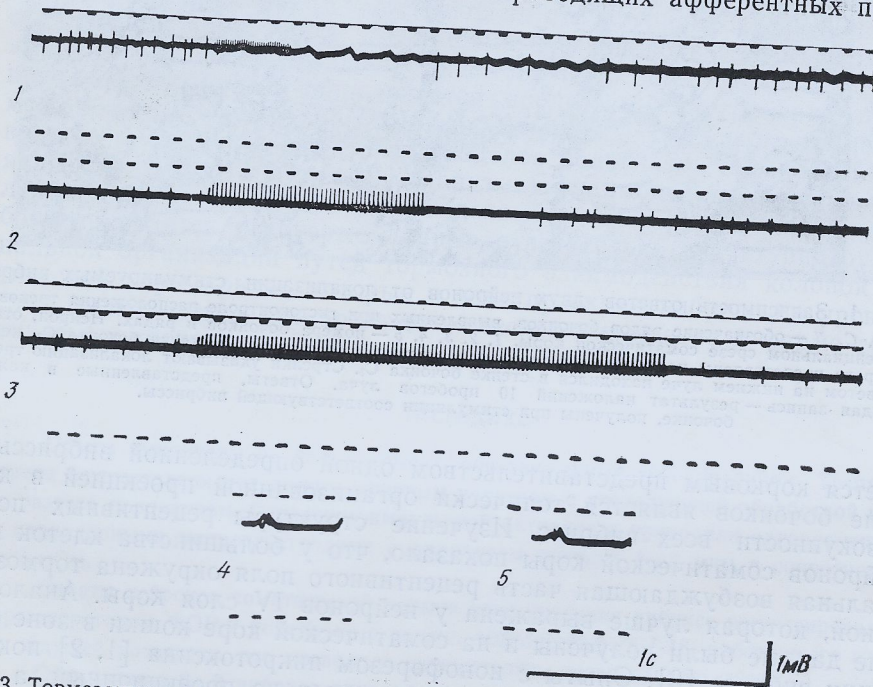


Рис. 3. Тормозящее влияние ритмичной стимуляции пирамидных трактов на активность корковых нейронов.

1 — торможение фоновой активности коркового нейрона при ритмичной антидромной активации молчащего нейрона пирамидного тракта. Антидромные ответы нейрона пирамидного тракта показаны при околороговой (4) и пороговой стимуляции (5). Частота стимуляции 100/с, скорость развертки луча — 10 мс на длину кадра. 2, 3 — торможение пар одновременно регистрируемых нейронов при ритмичной антидромной стимуляции разной длительности.

в тормозящем пути и свидетельствует об активации вставочных тормозящих нейронов толстыми быстропроводящими афферентами. По литературным данным, аналогичная организация тормозящих путей наблюдается и в слуховой коре [5]. Пространственно-временная организация этого торможения достаточно тонко дифференцирована, о чем свидетельствует сохранение длиннолатентных ответов в окружающих колонках у нейронов с широкими рецептивными полями.

Ранее мы отмечали, что торможение является наиболее частой и выраженной реакцией корковых нейронов не только на афферентное раздражение, но и на самые различные виды прямой электрической, транскаллозальной и антидромной стимуляции коры [7]. Выраженные тормозные ответы нейронов соматической коры при ее антидромной стимуляции через аксоны кортикоспинальных клеток свидетельствуют о наличии возвратных тормозящих путей, дополняющих механизм афферентного торможения [6]. Пример такого тормозящего влияния легкой антидромной стимуляции на фоновую активность нескольких корковых нейронов показан на рис. 3. Существенное значение для оценки

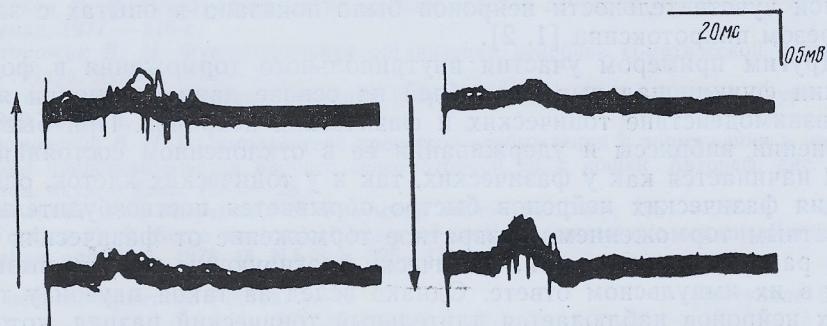


Рис. 4. Зависимость ответов двух нейронов с противоположной дирекциональной чувствительностью от направления отклонения вибриссы.

Направление движения вибриссы указано стрелкой.

роли афферентного и возвратного торможения во взаимодействии соседних колонок имеют данные о структурной организации связей между ними. Мы исследовали прямые связи между колонками в опытах с введением микродоз раствора пероксидазы хрена в отдельный бочонок  $S_3$  на уровне IV слоя коры. Оказалось, что меченные путем ретроградного аксонного транспорта нейроны располагались в соседних колонках в радиусе до 500 мкм от места инъекции, главным образом, на уровне V слоя (80 % меченых клеток) и частично во II—III слоях (20 % клеток). Следует отметить, что на уровне IV слоя меченые клетки в соседних колонках практически отсутствовали, хотя они и были ближе всего к месту инъекции раствора пероксидазы, что свидетельствует об отсутствии прямых связей между нейронами бочонков соседних колонок в IV слое. В связи с этим можно полагать, что тормозные нейроны IV слоя расположены непосредственно в тех колонках, активность которых они тормозят, и не посылают свои аксоны в соседние колонки, что соответствует представлению о преимущественно вертикальной организации связей в колонках.

Известно, что кора обладает потенциально избыточным количеством нейронов выхода и поэтому любой из используемых нами стимулов активировал только часть из зарегистрированных нейронов V—VI слоев, а доля нереагирующих и тормозящихся нейронов в нижних слоях была существенно больше, чем в верхних. Очевидно, выход возбуждения на те или иные клетки выхода коры определяется вначале коротколатентным афферентным торможением, приуроченным, в основном, к IV слою коры, и лишь затем включается механизм возвратного торможения, который вытормаживает ненужные в данной ситуации выходы, например выходы к нейронным популяциям, иннервирующим, реципрокные мышечные группы. Наряду с этим возвратное торможение обрывает процесс возбуждения и в клетках собственной колонки, завершая таким образом какой-то фрагмент нервной деятельности и подготавливая колонку к очередному функциональному этапу восприятия.

Наряду с местоспецифичным афферентным и возвратным торможением окружающих колонок в пределах каждой колонки наблюдается внутрислойное торможение, проявление которого у разных нейронов зависит от таких параметров стимуляции центральной вибриссы, как

направление и скорость сгибания волоска. Наглядно различный характер включения тех или иных нейронов данной колонки в реакцию с формированием функционального ансамбля, соответствующего параметрам стимула, можно показать на примере реагирования дирекционально чувствительных нейронов одной колонки. Так на рис. 4 показана зависимость ответа от направления отклонения вибриссы у двух нейронов с противоположной дирекциональной чувствительностью. При этом возбуждение одного нейрона сопровождалось торможением активности другого и наоборот. Участие внутрикоркового торможения не только в формировании величины рецептивного поля, но и дирекциональной чувствительности нейронов было показано в опытах с электрофорезом пикротоксина [1, 2].

Другим примером участия внутривипольного торможения в формировании функциональных ансамблей на основе данной колонки является взаимодействие тонических и фазических нейронов. При быстром отклонении вибриссы и удерживании ее в отклоненном состоянии реакция начинается как у фазических, так и у тонических клеток, однако реакция фазических нейронов быстро обрывается поствозбудительным возвратным торможением. Возвратное торможение от фазических нейронов распространяется и на тонически реагирующие клетки, вызывая паузу в их импульсном ответе. Однако вслед за такой паузой у тонических нейронов наблюдается длительный тонический разряд, который уже не сопровождается последующим торможением, что говорит об отсутствии выраженного возвратного торможения в системе тонических нейронов. Действительно, при плавном, медленном отклонении вибриссы, при котором отсутствует возбуждение фазических клеток, пауза в активности тонических нейронов не проявляется, что говорит о наличии тормозящих влияний от фазических нейронов к тоническим, но не наоборот.

Таким образом, в соматической коре на основе ее колончатой организации действуют несколько различных механизмов внутрикоркового торможения. Одни из них — афферентный и возвратный механизмы — обеспечивают тормозящее взаимодействие соседних колонок. Другие — внутривипольные механизмы торможения — обеспечивают поствозбудительное и дирекциональночувствительное (межмодальное) торможение нейронов внутри самой колонки с формированием функциональных ансамблей клеток, соответствующих параметрам используемого стимула.

A. G. Sukhov, T. K. Lapenko

#### NEURONAL ORGANIZATION OF INHIBITION IN RAT SOMATOSENSORY CORTEX COLUMNS

IV—Morphofunctional organization of inhibitory relations between neurons of neighboring columns in the region of vibrissae projection was studied in the somatosensory cortex of albino rats. It was found that after stimulation of a single afferent input from an individual vibrissa, the excited cell column was surrounded by the inhibitory zone formed on the basis of both direct afferent and recurrent inhibitions. The retrograde axonal transport of horseradish peroxidase has shown the absence of direct relations between «barrels» in layer IV, which evidences for organization of the inhibitory influence on the basis of collaterals of afferent thalamocortical fibres and axons of output neurons of layers III and V. It is suggested that afferent and recurrent inhibition play the main role in inhibiting redundant channels of information transmission and in forming functional neuronal ensembles.

Institute of Neurocybernetics,  
State University, Rostov-on-Don