

ELECTRICAL RESPONSES OF THE CEREBELLAR CORTEX TO STIMULATION OF MEDIAL MAMILLAR NUCLEUS AND DORSAL HIPPOCAMP

N. V. Bratus, P. T. Datsishin, V. M. Moroz, G. V. Yanchik, M. V. Ioltuchovsky

Evoked potentials and neuronal responses of cerebellar cortex were registered during electrical stimulation of medial mamillar nucleus and dorsal hippocampus in cats under chloralozal-nembutal narcosis or local novocainic anaesthesia with d-tubocurarine immobilization. The main effect on the neuronal activity of cerebellar cortex of both limbic structures is a tonic inhibition by mossy fibres input. Medial mamillar nucleus effects are confined to the vermis and are realized due to stable connections with some synaptic relays (evoked potential latency 5 ± 1.2 ms) as well as with oligo- and perhaps monosynaptic (latency 1.2 ± 0.2 ms) ones. Hippocampal effects spread over the entire dorsal surface of cerebellar cortex and are provided with varied polysynaptic connections. The main evidence for the latter is long latency, not similar in different recordings (9 ± 1.3 ms — 24 ± 0.8 ms). Significance of these limbic structures' influences on the cerebellar cortex is discussed as a basis for changes of its modulatory action on other nervous centres.

N. I. Pirogov Medical Institute, Ministry of Public Health
of the Ukrainian SSR, Vinnitsa

1. Бабминдра В. П., Грачев И. И., Чернышева М. П. и др. Морфо-функциональные взаимоотношения гиппокампа и гипоталамуса у крыс // *Нейрофизиология*. — 1979. — 11, № 5. — С. 427—434.
2. Бекай Г. Л., Берадзе Г. Г., Джанашия Т. К. Мозжечково-гиппокампальные взаимоотношения // *Современные представления о функциях мозжечка*. — Ереван: АН АрмССР, 1984. — С. 257—263.
3. Боголюбов С. Н. Динамика изменений биоэлектрической активности подкорковых структур головного мозга и зубчатого ядра мозжечка кошки при раздражении гиппокампа // *Материалы 6-й Всесоюз. конф. по электрофизиологии ВНС*. — Л.: Наука, 1971. — С. 34—35.
4. Братусь Н. В., Иолтуховский М. В. О взаимодействии между некоторыми вегетативными центрами // *Физиол. журн. СССР*. — 1982. — 68, № 2. — С. 248—255.
5. Виноградова О. С. Современные представления об общих свойствах и пластических явлениях в нейронах гиппокампа // *Успехи физиол. наук*. — 1984. — 15, № 1. — С. 28.
6. Львович А. И. Связи мамиллярных тел с ядрами ствола головного мозга и мозжечка // *Вопросы морфологии нервной системы*. — М.: Медицина, 1973. — С. 26—35.
7. Оганесян Э. А., Рейм Г. Характеристики ответов нейронов центральных ядер мозжечка бодрствующей кошки на гиппокампальные влияния // *Современные представления о функциях мозжечка*. — Ереван: АН АрмССР, 1984. — С. 257—263.
8. Ониани Т. Н. Интегративная функция лимбической системы. — Тбилиси: Мецниереба, 1980. — 301 с.
9. Францевич Л. Н. Обработка результатов биологических экспериментов на микро-ЭВМ «Электроника БЗ-21». — Киев: Наук. думка, 1979. — 91 с.
10. Brodal A. Cerebro-cerebellar pathways. Anatomical data and some functional implications // *Acta Neurol. Scand. (Suppl.)*. — 1972. — 51. — P. 153—195.
11. Dietrichs E. Cerebellar autonomic function: direct hypothalamocerebellar pathway // *Science*. — 1984. — 223, N 10. — P. 26—35.
12. Jasper H. H., Ajmone-Marsan C. A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat. — Ottawa: Met. Reg. council of Canada, 1954. — 79 p.
13. Kobayashi N. Neuronal organization of the mamillary body of cat // *J. Physiol. Soc. Jap.* — 1979. — 41, N 8—9. P. 314.
14. Kriekhaus E. S. The mamillary bodies: their function and anatomical connections // *Acta biol. exp.* — 1967. — 27, N 3. — P. 319—337.

Винниц. мед. ин-т им. Н. И. Пирогова
Мин-ва здравоохранения УССР

Поступила 29.05.86

УДК 612.825.55.264:612.822.3

Функциональное взаимодействие нейронов в коре головного мозга

В. Д. Тараненко

Известно, что в основе деятельности коры больших полушарий лежит взаимодействие возбуждения и торможения. В настоящее время в значительной мере определены нейронные и синаптические механизмы

этих процессов и их динамики различия функционирования головного мозга [1, 3, 5]. Однако организация взаимосвязей еще мало изучена, особенно простейших возбуждения и торможения слуховой и ассоциативной зон коры. Внутрикоровое взаимодействие

Методика

Опыты выполнены на взрослых кротах (предварительная, за 3 недели (AI) или ассоциативной (по реакции нейронов на ВКР [14—16] — в цилиндрах радиусом 0,5; 1,0

При выполнении настоящей работы (в частности, наличие фонового скрытого периода, общую продолжительность на ВКР, по глубине коры), также зависимость перечисленных раздражающими электродами.

Результаты и их обсуждение

Одним из первых вопросов, возникающих при изучении свойств нейрона, является вопрос о генерации его активности. В наших опытах встречались редко и составившие на ВКР. Из 4 176 нейронов по их реакции на ВКР активность. У девяти нейронов ряды повреждения или реакции наблюдалась только в течение, по-видимому, истинно четыре показали, что фоновая 0,03 % общего числа содержащих 2 % нейронов в интактной

Фоновая импульсная активность ванных полосок была нерегулируемый тип активности.

Наши данные не подтверждены авторами, которые вообще не рассматривали фоновую импульсную активность и от результатов исследования фоновоактивных нейронов головного мозга кроликов [1]

Мы предположили, что активность нейронов в полосках значительно меньше, чем у животного по сравнению с тем же у кролика можно было с этим изолированные полоски большей сложностью внутренней полосками коры мозга иную активность в разном головном мозге у кроликов. Полоски были большими, то новоактивных нейронов. В кроликов фоновоактивные нейроны

этих процессов и их динамика. Выявлены также определенные особенности различия функционирования нейронов отдельных полей и зон коры головного мозга [1, 3, 5, 7, 10, 18, 20, 23].

Однако организация внутрикоровых межнейронных функциональных связей еще мало изучена [23]. Это явилось основанием для исследования особенностей пространственно-временного распределения реакций возбуждения и торможения нейронов в изолированных полосках слуховой и ассоциативной зон коры головного мозга кошки на электрическое внутрикоровое раздражение (ВКР).

Методика

Опыты выполнены на взрослых кошках, у которых осуществляли острую или хроническую (предварительную, за 3 нед до опыта) нейрональную изоляцию участка слуховой (А1) или ассоциативной (поле 5) коры мозга. Вне- и внутриклеточно исследовали реакции нейронов на ВКР [14—17] в различных по размеру участках корковой ткани — в цилиндрах радиусом 0,5; 1,0; 2,0 и 3 мм.

При выполнении настоящей работы определяли и анализировали различные показатели (в частности, наличие фоновой импульсации, характер реакций на раздражение, их скрытый период, общую продолжительность, распределение нейронов, реагирующих на ВКР, по глубине коры), характеризующие активность отдельных нейронов, а также зависимость перечисленных показателей от расстояния между отводящими и раздражающими электродами.

Результаты и их обсуждение

Одним из первых вопросов, возникающих при оценке функционального состояния и свойств нейронально изолированной полоски коры, является вопрос о генерации отдельными нейронами фоновой импульсной активности. В наших опытах нейроны, генерирующие такую активность, встречались редко и составили менее 1 % всех нейронов, реагирующих на ВКР. Из 4 176 нейронов, обнаруженных в полосках двух зон коры по их реакции на ВКР, всего 38 проявляли фоновую импульсную активность. У девяти нейронов она представляла собой, вероятно, ряды повреждения или реакции на воздействие микроэлектрода, так как наблюдалась только в течение нескольких секунд. У 29 нейронов проявлялась, по-видимому, истинная фоновая импульсная активность. Расчеты показали, что фоновоактивные нейроны составляют около 0,02—0,03 % общего числа содержащихся в полоске нейронов по сравнению с 2 % нейронов в интактной коре [6, 7].

Фоновая импульсная активность у большинства нейронов изолированных полосок была нерегулярной. У отдельных нейронов наблюдали пачечный тип активности.

Наши данные не подтверждают результаты, полученные другими авторами, которые вообще не отмечали у нейронов изолированной полоски фоновую импульсную активность. Они также существенным образом отличаются и от результатов, полученных теми авторами, которые исследовали фоновоактивные нейроны в изолированной полоске коры головного мозга кроликов [18, 19], где обнаружили большое их число.

Мы предположили, что основной причиной большого числа фоновоактивных нейронов в полосках коры головного мозга кроликов является значительно меньший абсолютный размер головного мозга у этого животного по сравнению с таковым головного мозга кошки. Изолировать же у кролика можно большие участки коры, чем у кошки. В связи с этим изолированные полоски коры мозга кролика будут отличаться большей сложностью внутренних связей по сравнению с изолированными полосками коры мозга кошки. Мы исследовали фоновую импульсную активность в разного размера изолированных полосках коры головного мозга у кроликов. Эти опыты показали, что если размеры полоски были большими, то в ней обнаруживалось большее число фоновоактивных нейронов. В изолированных полосках небольших размеров фоновоактивные нейроны встречались редко.

Таким образом, наши данные показывают, что для генерации отдельными нейронами изолированной полоски фоновой импульсной активности чрезвычайно большое значение имеет общий размер изолированного участка. В нейронально изолированных небольшого размера полосках коры число содержащихся в них нейронов, по-видимому, является недостаточным для обеспечения взаимного влияния, а также влияния на окружающую их межклеточную среду, при котором происходило бы значительное колебание значений мембранного потенциала у отдельных нейронов. Чтобы нейроны генерировали импульсную активность, необходима структурно-функциональная взаимосвязь какого-то критического их числа. Данные наших опытов свидетельствуют также о том, что в коре головного мозга нет нейронов, обладающих выраженной аутогенной активностью.

Нейроны изолированной полоски коры на одиночное ВКР электрическим током отвечают одиночными потенциалами действия (ПД). Преобладание таких ответов у нейронов изолированных небольших полосок, а также у нейронов интактной коры [7, 10, 18, 22, 24] свидетельствует о том, что одиночные ПД — характерная реакция корковых нейронов, которая определяется как свойствами самих нейронов, так и свойствами нервных цепей, в которые они включены.

Незначительное число нейронов, реагирующих пачками импульсов в ответ на ВКР в полосках двух зон коры, а также в интактной коре [7, 12, 13, 18] и устойчивость характера этих ответов свидетельствуют о том, что они присущи небольшой группе нейронов, идентифицировать которые не представляется пока возможным. В работах ряда авторов высказывается предположение, что таким образом, вероятно, реагируют тормозящие нейроны. Однако у наркотизированных животных пачечные ответы нейронов вообще отсутствуют, в то время как тормозящие реакции становятся преобладающими.

Обращает на себя внимание тот факт, что в остро и хронически изолированных полосках коры головного мозга не наблюдаются разряды последствий, возникающие в интактной коре со скрытым периодом 40—400 мс. По-видимому, поздние реакции нейронов коры есть проявление посттормозного эффекта и отражение сложных взаимодействий между корковыми нейронами, а также нейронами коры и подкорковых структур [7, 10, 11].

Реагировавшие на ВКР нейроны обнаружены во всех слоях. Их распределение по глубине зависело от расстояния между отводящим и раздражающим электродами. Однако в полоске слуховой коры реагирующие нейроны преобладали на уровне II и III слоев. Такое распределение характерно и для интактной слуховой коры [7]. В изолированной полоске ассоциативной коры реагирующие нейроны преобладали в средних слоях, особенно в III слое.

Импульсные реакции нейронов на ВКР возникали со скрытым периодом от 0,8 до 27 мс (рис. 1). Широкая дисперсия скрытых периодов импульсных ответов нейронов свидетельствует о том, что в условиях полной изоляции полоски коры и дегенерации афферентных волокон сохраняются и эффективно проявляются при нанесении искусственного раздражения сложные межнейронные взаимоотношения, которые обеспечиваются за счет собственно корковых связей. В результате, реагирующие нейроны включались в различные звенья нейронных цепей. Значительная часть нейронов реагировала моно- и дисинаптически. Однако немало нейронов возбуждалось полисинаптически (см. рис. 1). Максимальное значение скрытых периодов импульсных ответов в остро и хронически изолированных полосках обеих зон коры одинаково. Это свидетельствует о том, что основные факторы, обеспечивающие длину нейронных цепей в коре — внутрикорковые межнейронные связи. Интересно отметить, что и в интактной коре первичная реакция нейронов на прямое и афферентное раздражение длится 20—25 мс [7, 10, 22, 24].

Нейронные реакции, развивающиеся в этот промежуток времени в коре, обеспечивают оценку прежде всего сигнального значения посту-

пившей информации. По данным приходит в первые 10 мс. Реакции в 15 мс, отражают более сложную передачу переработанной информации. Нейронов, реагирующих в периодом более 10 мс, в коре немного — не более 8 %

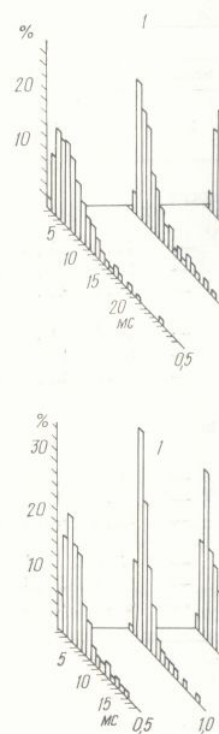


Рис. 1. Гистограммы распределения скрытых периодов импульсных ответов (I) и ассоциативной коры на внутрикорковое раздражение. По оси абсцисс отложена длительность скрытого периода, мс. Здесь и ниже — число и раздражающего электродов, соот-

последними в нервных цепях. Если учесть, что реакции с длительностью более 10—12 мс не возникают у нейронов коры, у которых реакция на одиночное раздражение от них передается дальше (в подкорковые структуры).

Для понимания особенностей реакции коры большой интерес представляют импульсные реакции (табл. 1). В слуховой коре реакция на расстоянии 0,5—2,0 мм — на расстоянии 3 мм. Нейроны по глубине полоски свидетельствуют о том, что первичные нейроны сосредоточены в коре. Моносинаптические реакции на расстоянии до 3 мм. Сравне-

от-
ак-
иро-
ера
яв-
кже
онс-
ала
тив-
о-то
кже
жен-

три-
Пре-
кже
том,
орая
зных

ьсов
коре
зуют
вать
оров
зуют
чные
реак-

изо-
яды
дом
ояв-
твий
эвых

Их
им и
заги-
пре-
ван-
дали

рио-
одов
виях
и со-
ного
обес-
иро-
Зна-
нако
акси-
хро-
сви-
ней-
есно
пря-
4].
ни в
осту-

пившей информации. По данным ряда авторов [7], такая оценка проис-
ходит в первые 10 мс. Реакции, развивающиеся в последующие 10—
15 мс, отражают более сложные интегративные процессы и обеспечива-
ют передачу переработанной информации в другие зоны коры и струк-
туры мозга. Нейронов, реагирующих импульсными ответами со скры-
тым периодом более 10 мс, во всех исследованных участках двух зон
коры немного — не более 8 %. Многие из этих нервных клеток являются

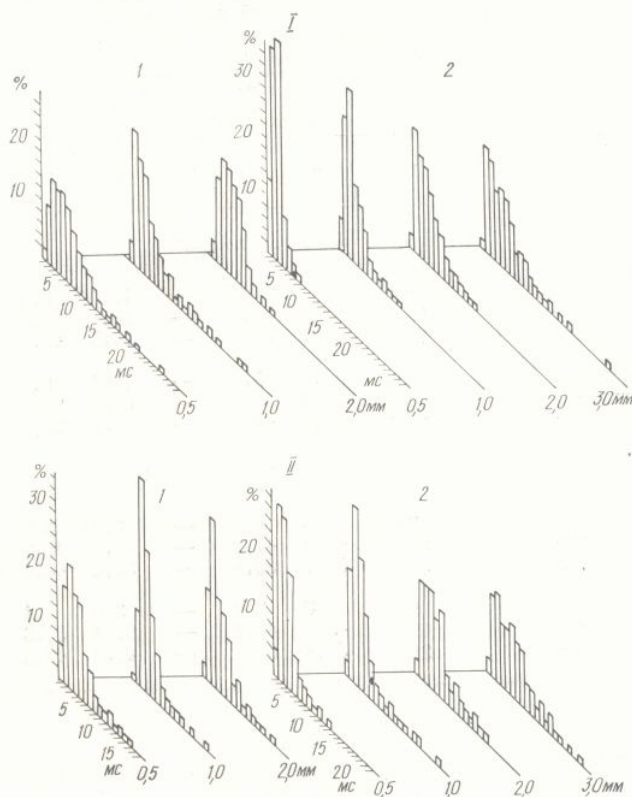


Рис. 1. Гистограммы распределения нейронов остро (I) и хронически (II) изолирован-
ных полосок слуховой (1) и ассоциативной (2) зон коры головного мозга кошки, реаги-
ровавших на внутрикорковое раздражение импульсными реакциями.

По оси абсцисс отложена длительность скрытого периода реакции, мс; по оси ординат — относи-
тельное число нейронов, %. Здесь и на рис. 2 расстояние между точками введения в кору отводя-
щего и раздражающего электродов, составляло 0,5; 1,0; 2,0; 3,0 мм.

последними в нервных цепочках, формирующихся в данной зоне коры. Если учесть, что реакции торможения нейронов со скрытым периодом более 10—12 мс не возникают в ответ на ВКР, следует предположить, что нейроны коры, у которых возникают наиболее поздние ПД, вызван-
ные одиночным раздражением, не являются конечными и возбуждение
от них передается дальше (в соседние зоны коры или в другие структу-
ры мозга).

Для понимания особенностей структурно-функциональной организа-
ции коры большой интерес представляют антидромные и моносинапти-
ческие импульсные реакции нейронов изолированной полоски на ВКР
(табл. 1). В слуховой коре антидромные реакции нейронов регистрирова-
лись на расстоянии 0,5—2,0 мм от места раздражения, а в ассоциатив-
ной — на расстоянии 3 мм. Распределение антидромных ответов нейро-
нов по глубине полоски свидетельствует о том, что длинноаксонные ин-
тернейроны сосредоточены преимущественно в средних и нижних слоях
коры. Моносинаптические импульсные ответы нейронов обнаружены на
расстоянии до 3 мм. Сравнение числа моносинаптических ответов ней-

ронов в остро и хронически изолированных полосках обеих зон коры свидетельствует о том, что в слуховой коре афферентные волокна образуют коллатерали, занимающие поверхность, радиус которой менее 0,5 мм, а в ассоциативной коре — коллатерали, радиус распространения в коре которых составляет 0,5 мм.

Таблица 1. Относительное число реакций нейронов остро и хронически изолированной полоски слуховой и ассоциативной зон коры головного мозга кошки в ответ на электрическое внутрикортковое раздражение в зависимости от расстояния между отводящими и раздражающими электродами, %

Реакции	Слуховая кора				Ассоциативная кора			
	Расстояние между электродами, мм							
	0,5	1,0	2,0	3,0	0,5	1,0	2,0	3,0
Остро изолированная полоска								
Импульсные:								
антидромные	2,0	—	—	—	17,6	8,6	5,5	3,0
моносинаптические	25,2	26,7	16,8	—	68,4	48,6	36,2	21,7
полисинаптические	72,8	73,3	83,2	—	14,0	42,8	58,3	65,3
ТПСП:								
моносинаптические	8,9	2,0	2,0	—	16,4	6,1	6,6	4,2
дисинаптические	62,3	54,0	53,0	—	60,9	66,7	66,7	66,1
полисинаптические	28,8	44,0	45,0	—	22,7	27,2	26,8	29,7
Хронически изолированная полоска								
Импульсные:								
антидромные	7,0	1,8	4,9	—	6,2	3,9	3,2	2,0
моносинаптические	36,7	46,3	41,3	—	58,2	49,7	36,0	29,1
полисинаптические	56,3	51,9	53,8	—	35,6	46,4	60,8	68,1
ТПСП:								
моносинаптические	5,6	4,6	3,2	—	3,6	5,4	0,8	—
дисинаптические	66,1	43,1	46,2	—	51,4	51,8	36,3	14,1
полисинаптические	28,3	52,3	50,6	—	45,0	42,8	62,9	85,9

Обращает на себя внимание тот факт, что моносинаптические ПД составляют значительную часть общего числа нейронов, реагировавших на ВКР. Сравнимые значения получены рядом авторов при прямом и афферентном раздражении интактной и изолированной коры. Можно предположить, что моносинаптическое вовлечение нейронов в реакцию избыточно. Такая избыточность — одно из условий, обеспечивающих надежность воспринимающей и обрабатывающей функции коры мозга. Кроме того, известно [21], что активация отдельных нейронов не может обеспечить работу нейрональных сетей коры. Поэтому, с одной стороны, избыточность моносинаптически возбужденных нейронов входа может быть важным свойством, способствующим распространению возбуждения в коре, с другой, избыточное возбуждение нейронов афферентным залпом или прямым раздражением обеспечивает развитие эффективно торможения.

При изучении нейронных процессов в неокортексе одним из важнейших является вопрос о взаимоотношении возбуждения и торможения. Результаты наших исследований показали, что отбор нервных клеток и формирование нервных цепей, необходимых для дальнейшей обработки поступившей информации, осуществляется внутрикортковыми тормозными механизмами. Одна часть этих механизмов включается сигналами, поступающими непосредственно с афферентных входов, а другая — внутрикортковым распространением возбуждения.

В исследованных изолированных полосках слуховой и ассоциативной коры уже в самом начале реакции на ВКР число заторможенных нейронов больше чем возбужденных (см. табл. 1). На протяжении 8—10 мс развития реакции на ВКР к нейронам заторможенным моно-

дисинаптически присоединяются кало после возбуждения и не В результате относительное ч 90—92 % в полосках обеих зон Динамика развития торм совпадает. Об этом свидетель чение нейронов в торможении (рис. 2, а) и одинаковая макс рис. 2, б). Однако соотношении можения существенно различа

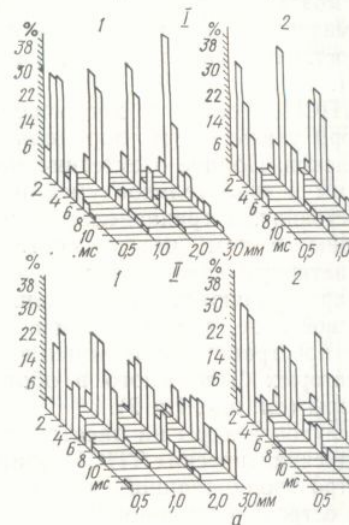


Рис. 2. Гистограммы распределения полосок слуховой (I) и ассоциативной (II) коры головного мозга кошки, реагирующей на внутриклеточное раздражение. а — по оси абсцисс отложена длительность раздражения, б — по оси абсцисс — длительность реакции.

обусловлены тем, что в ассоциативной коре анализ поступающей информации играет роль [2, 4, 8, 9].

Тот факт, что в хронически изолированных полосках, а также в ассоциативной коре, даже существенно увеличилось число заторможенных нейронов, что основным фактором, являющимся внутрикортковым торможением, является внутрикортковым специализированными тормозными механизмами.

Таблица 2. Относительное число остро и хронически изолированных полосок коры головного мозга кошки при раздражении, %

Расстояние между отводящим и раздражающим электродами, мм	Полоски слуховой и ассоциативной коры
	через несколько часов
0,5	59,1
1,0	66,1
2,0	50,2
3,0	—

коры
обра-
жение
нения

кошки
гоения

а

3,0

3,0
21,7
65,3

4,2
66,1
29,7

2,0
19,1
18,1

4,1
5,9

ПД
лих
и
сно
ию
за-
га-
ет
пы,
ет
де-
ям
ю-

ж-
гя.

и
ки
ы-
и,
у-

в-
ix
—
и

1

дисинаптически присоединяются нейроны, у которых торможение возникло после возбуждения и нейроны, тормозившиеся полисинаптически. В результате относительное число заторможенных нейронов достигает 90—92 % в полосках обеих зон коры.

Динамика развития торможения в слуховой и ассоциативной коре совпадает. Об этом свидетельствует то, что в обеих зонах коры вовлечение нейронов в торможение заканчивается в течение 8—12 мс (рис. 2, а) и одинаковая максимальная продолжительность ТПСП (см. рис. 2, б). Однако соотношение реакций первичного возбуждения и торможения существенно различается (табл. 2). Эти различия могут быть

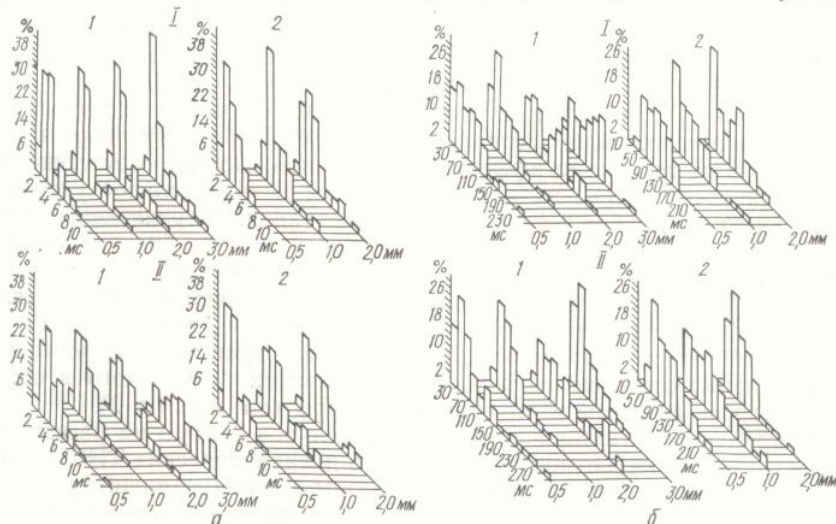


Рис. 2. Гистограммы распределения нейронов остро (I) и хронически (II) изолированных полосок слуховой (I) и ассоциативной (2) зон коры головного мозга кошки, реагирующих на внутриклеточное раздражение первичными ТПСП:

а — по оси абсцисс отложена длительность скрытого периода ТПСП; по оси ординат — то же, что и на рис. 1; б — по оси абсцисс — длительность реакций торможения, мс; по оси ординат — то же, что и на позиции а.

обусловлены тем, что в ассоциативной коре происходит более тонкий анализ поступающей информации, в котором торможение играет решающую роль [2, 4, 8, 9].

Тот факт, что в хронически изолированных полосках обеих зон коры число первичных ТПСП осталось таким же высоким, как и в остро изолированных полосках, а в трехнедельной полоске слуховой коры даже существенно увеличилось, свидетельствует, по нашему мнению, о том, что основным фактором, обеспечивающим развитие торможения в коре, является внутрикорковое торможение, которое обеспечивается специализированными тормозными нейронами.

Таблица 2. Относительное число первично тормозившихся нейронов в остро и хронически изолированных полосках слуховой и ассоциативной зон коры головного мозга кошки при нанесении одиночных внутрикорковых раздражений, %

Расстояние между отводящим и раздражающим электродами, мм	Полоски слуховой зоны коры после изоляции		Полоски ассоциативной зоны коры после изоляции	
	через несколько часов	через три недели	через несколько часов	через три недели
0,5	59,1	63,9	72,0	81,5
1,0	66,1	69,3	71,3	64,0
2,0	50,2	68,8	75,3	72,3
3,0	—	—	82,0	70,2

Большой интерес представляет анализ моносинаптических первичных ТПСР, которые в наших опытах отводились от нейронов остро- и хронически изолированных полосок обеих зон коры (см. рис. 1). В большинстве случаев они возникали в результате прямой активации тормозящих нейронов при ВКР. Анализ распределения моносинаптических ТПСР в хронически изолированных полосках свидетельствует о том, что в слуховой коре аксоны тормозящих нейронов могут распространяться на расстояние до 2 мм, хотя больше всего таких ответов регистрировалось в участке коры радиусом 0,5 мм. Результаты наших исследований также показали, что в слуховую кору поступают волокна тормозящих нейронов, расположенных в других зонах мозга, которые образуют синаптические окончания на нейронах, занимающих участок коры радиусом 0,5 мм. На наличие таких волокон в составе геникуло-кортикального тракта указывают отдельные работы [7].

Различие числа моносинаптических ТПСР в остро и хронически изолированных полосках ассоциативной коры указывает на определяющую роль в их генерации афферентных волокон. Полное отсутствие моносинаптических ТПСР на расстоянии 3 мм и значительное уменьшение их числа на других исследованных расстояниях в трехнедельной полоске, свидетельствует, по нашему мнению, о том, что в составе афферентных путей, поступающих в ассоциативную кору, также содержатся тормозящие волокна, которые распространяются на большее расстояние, чем подобные волокна в слуховой коре, достигая 3 мм.

Особый интерес представляет анализ пространственно-временного распределения дисинаптических ТПСР, которых было много в обоих типах полосок слуховой и ассоциативной коры (см. рис. 1 и 2).

В хронически изолированной полоске слуховой коры на расстоянии 0,5 мм от места ВКР относительное число дисинаптических ТПСР практически не изменилось по сравнению с остро изолированной полоской (см. табл. 1), по-видимому, потому, что и в остро изолированной полоске число дисинаптических ТПСР, возникавших в результате начальной активации волокон было незначительным. Это можно объяснить особым пространственным распределением терминалей афферентных волокон, которое характеризуется тем, что наибольшее число коллатералей они образуют на расстоянии до 0,5 мм от места входа в кору, а тормозящие нейроны, расположенные в зоне досягаемости для коллатералей афферентных волокон, образуют свои окончания за пределами участка коры радиусом 0,5 мм.

Уменьшение числа дисинаптических ТПСР на расстоянии 1,0 и 2,0 мм от места ВКР обусловлено, вероятнее всего, выпадением тех реакций, которые вызывались тормозящими нейронами, активированными импульсами, поступавшими по афферентным волокнам.

В остро изолированной полоске коры мозга активация тормозящих нейронов импульсами, поступающими по афферентным волокнам, является эффективным механизмом включения тормозящей системы на значительном участке корковой ткани — радиусом до 3 мм. На это указывает тот факт, что в хронически изолированной полоске ассоциативной коры число первичных, дисинаптических, ТПСР существенно уменьшилось на всех исследованных расстояниях. Из приведенных данных также следует, что возбуждающие интернейроны обеспечивают наиболее эффективную активацию тормозящих нейронов на участке ассоциативной коры радиусом до 1 мм.

Наличие среди тормозных ответов нейронально изолированной полоски полисинаптических ТПСР свидетельствует о том, что некоторое число тормозящих нейронов активируется после того, как возбуждение пройдет путь, включающий несколько возбуждающих нейронов. Если исходить из расчета, что от одного нейрона к другому возбуждение распространяется 1,2 — 1,5 мс, то нейрон, реагирующий на ВКР со скрытым периодом 12 мс, будет последним в цепи, состоящей из 9—10 нейронов. Однако таких длинных локальных, замкнутых в пределах данной зоны коры, нервных цепей формируется в коре немного. Большая

часть локальных нервных цепей можно предположить, что эти цепи выполняют функцию.

Таким образом, наши данные показывают, что в коре действует как нелинейный фильтр, между возбуждением и торможением, развивающиеся в синаптическую активацию участков радиусом 2—3 мм. Такие механизмы в течение жизни обеспечивают возможности активного синаптического взаимодействия удаленными друг от друга и по горизонтали. Важнейшим свойством тормозящих нейронов являются процессы, регулирующие распространение возбуждения по корковым нейронным цепям. Такие механизмы имеют важное значение в процессах адаптивной функции и торможения возбуждающих интернейронов, а также только на входе. В нейронах возбужденных тормозящих нейронов те движения возбуждения и к возбуждающим, и к тормозящим, что вызывают распространение возбуждения по корковым зонам. Вырваться силой возбуждения в реакцию в данном очаге возбуждения, которые образуют те факторы определяют развитие возбуждения в корковой пившей информации.

Конечно, в таком виде возбуждающими нейронами изолированной полоске коры существенно усложнены поступающими из подкорки по U-образным волокнам корковыми зонами.

FUNCTIONAL NEURONAL

V. D. Taranenko

Extra- and intracellularly recorded in different volumes of acute cortical areas were analyzed. nonlinear cooperative spatio-temporal inhibitory and excitatory processes in different volumes. Such a spatio-temporal presence of different excitatory site of input to the cortex. Activation processing by formation to the other cortical areas by

I. I. Mechnikov University, Odessa

1. Батуев А. С. Высшие и низшие функции мозга.
2. Батуев А. С., Демьяненко А. И. Модули // Успехи физиол.

Физиол. журн., 1987, т. 33, № 1

часть локальных нервных цепей короче и включает 4—6 нейронов. Можно предположить, что эти цепи обеспечивают внутризональную интегративную функцию.

Таким образом, наши данные показывают, что в коре мозга, работающей как нелинейный кооперативный пространственно-временной фильтр, между возбуждением и торможением складываются взаимоотношения, развивающиеся во времени. Одиночное раздражение вызывает синаптическую активацию нейронов одновременно на значительных участках радиусом 2—3 мм и процесс развивается за счет внутрикортковых механизмов в течение 20—27 мс. Это указывает на широкие возможности активного синаптического взаимодействия между значительно удаленными друг от друга нервными клетками как по вертикали, так и по горизонтали. Важнейшая роль в этом взаимодействии принадлежит тормозящим нейронам. Возникая в коре одновременно с возбуждающими процессами, реакции торможения не только ограничивают распространение возбуждения, но и, развиваясь в последующих звеньях корковых нейронных цепей в течение 10—12 мс, обеспечивают формирование локальных нейронных цепей различного размера, что может иметь важное значение в осуществлении внутрикортковых интегративных процессов и адаптивной функции. Такая динамика процессов возбуждения и торможения обусловлена наличием разнообразных возбуждающих интернейронов, а также внутрикортковых тормозящих нейронов не только на входе. В нейронах коры, до которых не доходят аксоны возбужденных тормозящих нейронов, торможение развивается в результате движения возбуждения. При этом импульсы возбуждения приходят и к возбуждающим, и к тормозящим нейронам и таким образом обеспечивают распространение обоих процессов на новые группы нервных элементов коры мозга. Выраженность тормозящих влияний будет определяться силой возбуждения, числом тормозящих нейронов, вовлеченных в реакцию в данном очаге, разветвленностью их аксонов и числом синапсов, которые образуют тормозящие нейроны на телах соседних клеток. Эти факторы определяют особенности пространственно-временного развития возбуждения в коре мозга и создают условия для анализа поступающей информации.

Конечно, в таком виде взаимоотношения между тормозящими и возбуждающими нейронами и влияниями могут проявляться только в изолированной полоске коры. В интактном мозге эти взаимоотношения существенно усложнены возбуждающими и тормозящими влияниями, поступающими из подкорки по транскортикальным волокнам, а также по U-образным волокнам, обеспечивающим связи между различными корковыми зонами.

FUNCTIONAL NEURONAL INTERACTION IN THE CEREBRAL CORTEX

V. D. Taranenko

Extra- and intracellularly recorded neuronal responses to intracortical stimulation in different volumes of acute and chronically isolated slabs of auditory and associative cortical areas were analyzed. It was shown that in the cerebral cortex operating as the nonlinear cooperative spatio-temporal filter the complex relations were formed between inhibitory and excitatory processes which simultaneously developed in different cortical volumes. Such a spatio-temporal dynamics of neuronal responses is determined by the presence of different excitatory neurons in the cortex and of inhibitory neurons at the site of input to the cortex. As a result conditions are provided for intracortical information processing by formation of local neuronal circuits and for information transmission to the other cortical areas by means of open neuronal circuits.

I. I. Mechnikov University, Odessa

1. Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга.— Л.: Наука, 1981.— 255 с.
2. Батуев А. С., Демьяненко Г. П. Степени свободы нейрона и корковые нейронные модули // Успехи физиол. наук.— 1983.— 14, № 1.— С. 27—44.

3. Казаков В. Н. Функциональная организация и связи орбитофронтальной коры (электрофизиологическое исследование): Автореф. дис. ... д-ра мед. наук.—Винница, 1970.—32 с.
4. Коган А. Б. О некоторых механизмах центрального торможения // Физиол. журн. СССР.—1982.—68, № 2.—С. 256—262.
5. Кузнецов С. А., Павалюк П. П., Мохова С. Н. Нейронные системные процессы высших моторных центров.—Кишинев: Штиинца, 1980.—143 с.
6. Ливанов М. Н. Торможение в нейронных системах коры головного мозга.—М.: Наука, 1965.—С. 64—71.
7. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы.—Киев: Наук. думка, 1977.—215 с.
8. Серков Ф. Н. Характеристика, нейронные механизмы и функциональное значение коркового торможения // Физиол. журн.—1983.—29, № 2.—С. 207—215.
9. Серков Ф. Н. Нейронные и синаптические механизмы коркового торможения // Нейрофизиология.—1984.—16, № 3.—С. 394—403.
10. Сторожук В. М. Функциональная организация нейронов соматической коры.—К.: Наук. думка, 1974.—274 с.
11. Сторожук В. М., Гурова Т. В. Ответы нейронов соматосенсорной коры на прямое раздражение // Физиол. журн. СССР.—1966.—52, № 11.—С. 1289—1296.
12. Сухов А. Г. О нейронной организации фокального эпилептиформного разряда // Физиол. журн. СССР.—1967.—53, № 5.—С. 520—525.
13. Сухов А. Г. О тормозных реакциях нейронных ансамблей // Там же.—1969.—55, № 1.—С. 8—15.
14. Тараненко В. Д., Рабцевич М. А. Реакции нейронов изолированной полоски слуховой коры мозга кошки на внутрикорковое раздражение // Нейрофизиология.—1982.—14, № 1.—С. 85—93.
15. Тараненко В. Д., Рабцевич М. А. Реакции нейронов хронически изолированной полоски слуховой коры на внутрикорковое раздражение // Там же.—№ 5.—С. 462.
16. Тараненко В. Д., Кашайова К. Реакции нейронов изолированной полоски ассоциативной коры (поле 5) на внутрикорковое раздражение // Физиол. журн.—1983.—29, № 2.—С. 168—175.
17. Тараненко В. Д., Кашайова К. Реакции нейронов хронически изолированной полоски ассоциативной коры (поле 5) мозга кошки на внутрикорковое раздражение // Там же.—1984.—30, № 5.—С. 610—617.
18. Шуранова Ж. П. Исследование элементарных рабочих механизмов в коре большого мозга млекопитающих.—М.: Наука, 1977.—200 с.
19. Элькин Г. А., Холодов Ю. А. Характеристика фоновой и вызванной импульсной активности нейронов в нейронально изолированной полоске коры больших полушарий мозга кролика // Исследование организации нейронной деятельности в коре больших полушарий головного мозга.—М.: Наука, 1971.—С. 14—37.
20. Creutzfeldt O. D. Generality of the functional structure of the neocortex // Naturwissenschaften.—1977.—64, N 11.—P. 507—517.
21. Eccles J. S. The neurophysiological basis of mind // The principles of neurophysiology.—Oxford: Clarendon press, 1953.—P. 314.
22. Li Ch-L., Chou Sh. N. Inhibitory interneurons in the neocortex // Inhibitions of the nervous system and GABA.—Oxford etc.: Pergamon press, 1960.—P. 34—39.
23. (Mountcastle V. B.) Маунткасл В. Организующий принцип мозга // Разумный мозг.—М.: Мир, 1981.—С. 15—67.
24. Rosenthal J., Waller H. J., Amassian V. E. An analyses of the activation of motor cortical neurons by surface stimulation // J. Neurophysiol.—1967.—30, N 6.—P. 844—858.

Одес. ун-т им. И. И. Мечникова
МВССО УССР

Поступила 25.04.86

УДК 612.67.08:612.015.6:577.164:11

Возрастные особенности обмена парентерально введенных меченых тиамин, пантотената, никотината и липоата в пищеварительной системе крыс

Л. Н. Степанова, А. Я. Розанов

За последние 10 лет появились единичные работы, подтверждающие перспективность исследований транспортно-метаболических превращений витаминов в пищеварительном тракте в период онтогенеза. Один из механизмов старения у людей — нарушение всасывания питательных веществ [13] (в том числе и витаминов), которое значительно

обусловлено замедлением тельной системы [1, 12]. возрастные биохимические пищеварительной системы. обнаружена взаимосвязь всасывания тиамин [8, 10, ции в тонкой кишке известно, что некоторые гер витаминов [2, 6]. В част является наиболее эффективным введении он в ос щечника и удерживается т Можно предположить, что ствия этого аналога пирид в частности всасывания и ных веществ.

В настоящей работе и пищеварительный тракт и с но в физиологических дозах та и ³⁵S-липоата.

Методика

Исследования проводили на бел групп: 2—3-недельные (отъемыши 50, 100—150, 450—500 г соответс рия. Дозы внутримышечно введен липоата 24, никотина 60, пантот проводили через 15, 30, 60 мин, 2 собирали кровь в мерную пробир встряхивали для предотвращения тракт, пережимая предварительно кишку, три отдела тонкой кишки содержимым, затем через просвет содержимое, после чего снова взвс NaOH. При гомогенизации все тк также печень и почки. Гомогенат 90 °С и подсчитывали радиоактив го счетчика марки «Протока-1-М-1 рабочих растворов меченых препа вотивных, учитывая β-излучение меч ты опытов обрабатывали статистику

Результаты

Достоверно большое количество) всех исследованных нов удерживается тканью в сравнении с молодыми (3-м 3-недельными).

Аналогичная возрастна метки наблюдалась и в тк выведение инъектируемых ис ных. Необходимо отметить, после инъекции указанных симости от интенсивности у системы.

У старых животных зна вания продуктов обмена тиз и липоата тканями пищева через 1 ч после инъекции ти