

11. Чазов Е. И., Семеновский М. Л., Смирнов В. И. и др. Морфологические и биохимические критерии эффективности клинического применения фосфокреатина (неотона) при интраоперационной защите миокарда // Физиол. журн.—1986.—32, № 1.—С. 3—13.
12. Чередищенко Г. А. Исследование сократительной активности миокарда и ионного транспорта в мембранах кардиомиоцитов при иммунном воздействии на сердце: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.—Киев, 1986.—18 с.
13. Esser A. F., Kolb W. P., Podack E. R. et al. Molecular reorganisation of lipid bilayers by complement: A possible mechanism for membranolysis // Proc. Natl. Acad. Sci. USA.—1979.—76, N 3.—P. 1410—1414.
14. Hearse P. J., Stewart D. A., Braimbridge M. V. Cellular protection during myocardial ischemia // Circulation.—1976.—54, N 1.—P. 193—202.
15. Luft J. H. Fine structure of capillary and endocapillary layer as revealed by ruthenium red // J. Cell. Biol.—1964.—23.—P. A54—A55.
16. Marshall R. J., Parrat J. R. Reduction in ventricular arrhythmias following acute coronary artery ligation in the dog after the administration of creatine phosphate. Naunyn-Schmiedeberg's // Arch. Pharmacol.—1974.—281.—P. 437—441.
17. Nachlas M. M., Shnitka T. K. Macroscopic identification of early myocardial infarcts by alteration of dehydrogenase activity // Amer. J. Pathol.—1963.—42, N 4.—P. 79—85.
18. Revel J. P., Karnovsky M. J. Hexagonal array of subunits in intercellular junctions of the mouse heart and liver // J. Cell. Biol.—1967.—33.—P. C7—C12.
19. Robinson L. A., Brainbridge M. V., Hearse D. J. Creatine phosphate—an additive myocardial protective and antiarrhythmic agent in cardioplegia // J. Thorac. and Cardiovasc. Surg.—1984.—87, N 2.—P. 190—200.
20. Rosenstrauch L. V., Sacs V. A., Anyukhovsky E. P. et al. The antiarrhythmic action of phosphocreatine in acute myocardial ischemia // Biochem. Med.—1985.—N 1.—P. 120—128.
21. Sharov V. G., Afonskaya N. J., Ruda M. Y. et al. Protection of ischemic myocardium by exogenous phosphocreatine (neoton): pharmacokinetics of phosphocreatine, reduction of infarct size, stabilisation of sarcolemma of ischemic cardiomyocytes and antithrombotic action // Biochem. and Med. Metabol. Biol.—1986.—35, N 1.—P. 101—114.
22. Veragut U. P., Krayenbuehl P. Estimation and quantification of myocardial contractivity in the closed chest dog // Cardiologia.—1965.—47, N 1.—P. 96—112.

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

Поступила 27.04.87

УДК 612.825.263:612.014.42

Собственно корковая и проецируемая конвергенция разномодальных импульсов на нейронах теменной ассоциативной коры мозга кошки

Ф. Н. Серков, И. И. Шелест, Н. А. Сорока

Характерной особенностью нейронной организации ассоциативных областей коры головного мозга является наличие у них значительного количества нейронов, способных реагировать на раздражение разных сенсорных систем. Эта полисенсорность обусловлена широкой конвергенцией на эти нейроны афферентных импульсов разной модальности [1, 8, 12, 13], что обеспечивает возможность функционального взаимодействия между разными сенсорными системами [3, 5, 9, 11] и характеризует наиболее высокий уровень интеграции [3, 11].

Вместе с тем причина полисенсорности нейронов теменной ассоциативной области коры мозга пока недостаточно выяснена. По мнению некоторых исследователей полисенсорность может обуславливаться конвергенцией разномодальных импульсов как на нейронах самой этой области, так и на нейронах ассоциативных ядер таламуса, т. е. являться следствием как собственно корковой, так и проецируемой таламической конвергенции [11]. Это предположение основывается на данных о наличии на нейронах ассоциативных ядер широкой конвергенции импульсов, поступающих из разных сенсорных систем, в результате которой импульсы этих нейронов, поступающие в ассоциативную кору, являются полисенсорными [2, 4, 6].

Для определения степени участия этой проецируемой таламической конвергенции в создании полисенсорности нейронов ассоциативных областей коры мозга большое значение могут иметь данные о модальности и специфичности нейронов выхода из того или иного ассоциативного ядра таламуса, т. е. тех нейронов, по аксонам которых в ассоциативную кору мозга поступают афферентные импульсы.

В настоящем исследовании ставилась задача определить модальность и специфичность импульсов, поступающих в теменную ассоциативную область коры мозга (зона 5b) через идентифицированные релейные нейроны заднего латерального ядра таламуса (п.ЛР). С этой целью изучены реакции этих нейронов на электрокожное, световое и звуковое раздражения.

Методика

Опыты поставлены на 17 кошках, обездвиженных миорелаксином (внутривенное введение 1 мг/кг). Оперативную подготовку проводили под общим кеталаровым наркозом (20 мг/кг внутримышечно) и местной анестезией мягких тканей в области операционного поля (0,5 %-ный раствор новокаина). Подготовка включала в себя трахеотомию, катетеризацию бедренной вены и трепанацию черепа над областью проекции п.ЛР и корой теменной ассоциативной области (зона 5b супрасильвиевой извилины). Электрические реакции отдельных нейронов п.ЛР отводили по общепринятой методике. Электроды были заполнены раствором цитрата калия (2,0 моль/л), сопротивление электродов составляло 5—12 МОм. Для предотвращения пульсаций мозга проводили дренаж IV желудочка. Электроды вводили в ядро стереотаксически по координатам атласа Jasper—Marsan [14]: Fr=+7,5; L=4,5; H=10,0. В конце опыта в месте отведения делали электролитическую метку, локализацию которой определяли на гистологических срезах, сделанных после фиксации тканей мозга формалином. Кору в зоне 5b раздражали посредством биполярных электродов с расстоянием между полюсами 1—2 мм. Их вкалывали на глубину 1,5—2,0 мм в тот участок коры, над которым была удалена твердая мозговая оболочка. Напряжение раздражающего стимула составляло 5—20 В, длительность — 0,2 мс.

В качестве светового раздражения применяли вспышку неоновой лампы ТН-2, через которую пропускали прямоугольные импульсы длительностью 0,3 мс и напряжением 140 В. Лампу располагали на расстоянии 1,5—2,0 см от атропинизированного глаза. Электрокожное раздражение (ЭКР) осуществляли, пропуская через биполярные игольчатые электроды, вколотые на расстоянии 5 мм друг от друга в центральную подушечку передней лапы, стимул длительностью 0,2 мс, напряжением 20 В. Такое раздражение вызывало слабое отдергивание лапы. В качестве звукового раздражения использовали звуковой щелчок, который подавали непосредственно в наружный слуховой проход через эластичный звукопровод, вставленный в канал водонепроницаемого держателя. Щелчок производили посредством пропускания прямоугольных импульсов тока длительностью 0,2 мс и напряжением 5 В в телефон ТМ-2А. Длительность щелчка составляла 1,5—2 мс, интенсивность — 70—100 дБ над порогом слышимости человека. Все раздражения предъявляли на стороне, контралатеральной месту отведения. Частота предъявлений стимулов составляла 0,5 с⁻¹. Нейронные реакции оценивали по постстимульным гистограммам.

Результаты

В первой серии опытов зарегистрированы реакции 87 нейронов п.ЛР на электрическое раздражение ассоциативной коры в зоне 5b. 39 (44,8 %) исследованных нейронов отвечали антидромным потенциалом действия, 18 (20,7 %) — ортодромным и 30 (34,5 %) — ортодромным начальным торможением. На рис. 1 представлены гистограммы значений скрытых периодов антидромных (1, а) и ортодромных (1, б) потенциалов действия. Из них видно, что скрытый период антидромных потенциалов действия колеблется у разных нейронов от 0,8 до 3,1 мс, а ортодромных — от 2,6 до 15,0 мс.

При определении реакций исследованных нейронов на ЭКР, вспышку света и звуковой щелчок установлено, что 24,7 % нейронов были

мономодальными. При действии хлопков увеличивалось темное число молоты значительно антидромно.

При изучении серия опытов) 102 рическое раздраже новлено, что мон ные — 47,1 % и т

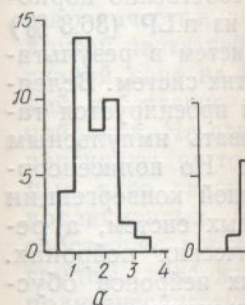


Рис. 1. Гистограммы р и ортодромных (б) во муса в ответ на раздр во нейронов с соответ

Рис. 2. Соотношение заднем латеральном я тормозящего (а) и то также соотношение (% тельной (2) и слуховой

нейронов только 1 жение двух модал дением на раздра на раздражение д нейроны поступал этому эти импульс ческими, какими кору через моном

Из 37 тримод возбуждением на дражение других считать, что чере модально специф

С учетом это ном числе нейрон ных нейронов п.Л би- и тримодальн мокортикальных модально специф роны (16,6 %), р дальности и нейр ем на раздражен ние других senso взаимодействия и на одном и том пульсов сохраняе лируют ее интен видно, что 43 %

руемой таламической в ассоциативных об- данные о модально- и иного ассоциатив- которых в ассоциа- сы.

определить модаль- в теменную ассоциа- тифицированные ре- муса (п. LP). С этой ожное, световое и

лаксином (внутривенное общим кеталаровым нар- х тканей в области опе- а включала в себя тра- епа над областью про- в супрасильвиевой изви- одили по общепринятой ния (2,0 моль/л), сопро- щения пульсаций мозга стереотаксически по ко- 1=10,0. В конце опыта ацию которой определя- ней мозга формалином. цов с расстоянием меж- м в тот участок коры, яжение раздражающего

неоновой лампы ТН-2, остью 0,3 мс и напря- от атропинизированного опуская через биполяр- от друга в централь- ис, напряжением 20 В. качестве звукового раз- непосредственно в на- вленный в канал голо- прямоугольных импуль- н ТМ-2А. Длительность д порогом слышимости атеральной месту отве- нейронные реакции оце-

87 нейронов п. LP коры в зоне 5b. дромным потенциа- 4,5 %) — ортодром- лены гистограммы ортодромных (1, б) период антидромных в от 0,8 до 3,1 мс,

ов на ЭКР, вспыш- % нейронов были

журн., 1987, т. 33, № 5

мономодальными, 48 % — бимодальными и 27,3 % — тримодальными. При действии хлоралозы относительное число тримодальных нейронов увеличилось до 44,4 % и соответственно уменьшалось относительное число моно- и бимодальных нейронов. Под влиянием хлоралозы значительно увеличивалось число нейронов п. LP, реагирующих антидромно.

При изучении импульсных реакций на ЭКР, свет и звук (вторая серия опытов) 102 нейронов п. LP, реагирующих антидромно на электрическое раздражение ассоциативной коры в зоне 5b (рис. 2, а), установлено, что мономодальные нейроны составляют 16,6 %, бимодальные — 47,1 % и тримодальные — 36,3 %. Однако из 48 бимодальных

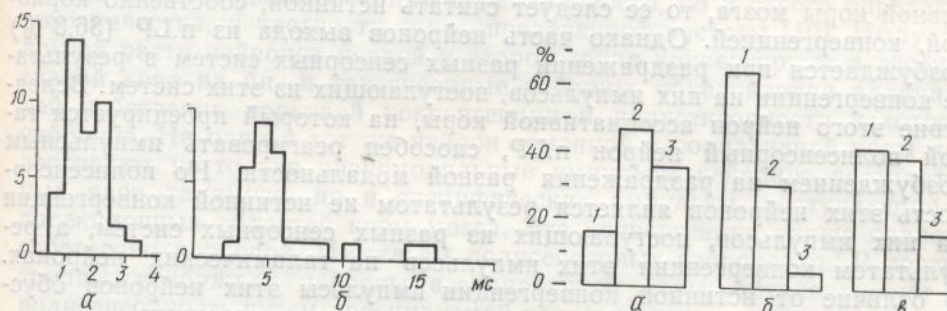


Рис. 1. Гистограммы распределения значений латентного периода (мс) антидромных (а) и ортодромных (б) возбудительных реакций нейронов заднего латерального ядра таламуса в ответ на раздражение ассоциативной коры (поле 5b). По вертикали — количество нейронов с соответствующим латентным периодом.

Рис. 2. Соотношение (%) моно- (1), би- (2) и тримодальных (3) нейронов выхода в заднем латеральном ядре таламуса, определяемое по конвергенции возбуждающего и тормозящего (а) и только возбуждающего (б) влияний из разных сенсорных систем, а также соотношение (%) нейронов (в), передающих импульсы из соматической (1), зрительной (2) и слуховой (3) систем в ассоциативную кору.

нейронов только 15 реагировали импульсным возбуждением на раздражение двух модальностей, остальные 33 нейрона реагировали возбуждением на раздражение одной какой-либо модальности и торможением на раздражение другой. В результате в ассоциативную кору через эти нейроны поступали импульсы только из одной сенсорной системы, поэтому эти импульсы следует считать такими же мономодально специфическими, какими считаются импульсы, поступающие в ассоциативную кору через мономодальные нейроны.

Из 37 тримодальных нейронов 15 также реагировали импульсным возбуждением на раздражение только одной модальности, а на раздражение других модальностей реагировали торможением. Следует считать, что через эти 15 нейронов в ассоциативную кору поступают модально специфические импульсы.

С учетом этого на рис. 2, б представлены данные об относительном числе нейронов (из общего количества релейных таламокортикальных нейронов п. LP), передающих в ассоциативную кору мозга моно-, би- и тримодальную импульсацию. Они показывают, что 63,7 % таламокортикальных нейронов п. LP передают в ассоциативную кору мозга модально специфические импульсы. Среди них — мономодальные нейроны (16,6 %), реагирующие на раздражение какой-либо одной модальности и нейроны (47,1 %), реагирующие импульсным возбуждением на раздражение одной модальности и торможением на раздражение других сенсорных систем. При таком характере конвергенции и взаимодействия импульсов, поступающих из разных сенсорных систем на одном и том же нейроне, модальная специфичность передачи импульсов сохраняется. Тормозящие импульсы только изменяют и регулируют ее интенсивность. Из данных, представленных на рис. 2, в, видно, что 43 % этих нейронов передают в ассоциативную кору им-

пульсы, идущие из соматической системы, 40 % — из зрительной и 17 % — из слуховой.

Так как известно, что в теменной ассоциативной коре имеется некоторое количество мономодальных нейронов, то можно полагать, что часть мономодальных нейронов п.LP проецируется в ассоциативной коре на нейроны соответствующей модальности, обуславливая наличие в ней мономодально специфических нейронов. На другие нейроны ассоциативной коры конвергируют импульсы мономодальных нейронов п.LP, но разной модальности. В результате этого часть нейронов ассоциативной коры является би-, три- и полимодальными. Так как эта конвергенция осуществляется непосредственно на нейронах ассоциативной коры мозга, то ее следует считать истинной, собственно корковой, конвергенцией. Однако часть нейронов выхода из п.LP (36,3 %) возбуждается при раздражении разных сенсорных систем в результате конвергенции на них импульсов, поступающих из этих систем. Вследствие этого нейрон ассоциативной коры, на который проецируется такой полисенсорный нейрон п.LP, способен реагировать импульсным возбуждением на раздражения разной модальности. Но полисенсорность этих нейронов является результатом не истинной конвергенции на них импульсов, поступающих из разных сенсорных систем, а результатом конвергенции этих импульсов на таламических нейронах. В отличие от истинной конвергенции импульсы этих нейронов обуславливают в ассоциативной коре проецируемую конвергенцию.

При определении характера взаимодействий на нейронах выхода из п.LP импульсов, поступающих из разных сенсорных систем, оказалось, что из 58 нейронов, реагирующих возбуждением на ЭКР, свет возбуждает 18 и тормозит 20 нейронов, звук возбуждает 18 и тормозит 11 нейронов. Среди нейронов (51), реагирующих возбуждением на раздражение светом, 34 реагируют на ЭКР (18 возбуждением и 16 торможением) и 22 — на звук (14 возбуждением и 8 торможением). Среди нейронов, реагирующих на звук возбуждением (36), ЭКР возбуждает 18 и тормозит 11 нейронов, а свет возбуждает 13 нейронов и тормозит 15.

Обсуждение результатов

Установленный в результате наших экспериментов факт о большом количестве нейронов п.LP, реагирующих антидромными потенциалами действия на электрическое раздражение коры мозга в зоне 5b, указывает на наличие мощного афферентного выхода из п.LP в эту зону теменной ассоциативной коры, что находится в соответствии с результатами морфологических исследований, согласно которым после введения пероксидазы в теменную область коры мозга относительное число меченых нейронов в разных отделах п.LP колеблется от 5 до 85 % [7].

Большое количество нейронов в п.LP, реагирующих на раздражение зоны 5b ортодромным возбуждением или торможением, свидетельствует о выраженных кортикофугальных влияниях зоны 5b на нейроны п.LP. Важно также, что эти влияния являются преимущественно тормозящими. Все это подтверждает результаты морфологических и электрофизиологических исследований, свидетельствующих о наличии значительных двусторонних связей между п.LP и зоной 5b.

Результаты наших опытов показали, что в теменной ассоциативной области коры мозга имеется как собственно корковая, так и проецируемая из таламуса конвергенция нервных импульсов. При собственно корковой конвергенции взаимодействие импульсов, поступающих из разных сенсорных систем, происходит на нейронах самой ассоциативной коры мозга, а при проецируемой — на нейронах соответствующих ассоциативных ядер таламуса. Установлено, что среди нейронов выхода из п.LP имеются следующие три группы нейронов: первая — моносенсорные нейроны, возбуждаемые при раздражении только какой-либо одной сенсорной системы, вторая — нейроны, реагирующие воз-

буждением на раздражения, реагирующие на раздражения разных систем.

Нейроны мономодальности, такую же таламуса. Проецируется на модальности, ассоциативной коре не только одной модальности, но и другой части ассоциативной коре на ней собственно нейроны. На конвергируют нейроны ядер таламуса проекционных, собственно корковых групп, возбуждаются полисенсорности.

Выводы

Зона 5b теменной коры связана с различными сенсорными системами как возбуждающими, так и тормозящими импульсами, поступающими из различных сенсорных систем. В зоне 5b имеются нейроны, реагирующие на раздражение светом, звуком, тактильными раздражениями, а также на раздражения, соответствующие различным модальностям. В зоне 5b имеются нейроны, реагирующие на раздражение светом, звуком, тактильными раздражениями, а также на раздражения, соответствующие различным модальностям. В зоне 5b имеются нейроны, реагирующие на раздражение светом, звуком, тактильными раздражениями, а также на раздражения, соответствующие различным модальностям.

PROPER CORTICAL
OF DIFFERENT
OF THE PARIETAL

F. N. Serkov, I. I.

Acute experiments
with myorelaxine.
rior nucleus (p.
stimulation) were
sation which enter
groups of neurons
to stimulation of
sensory system and
neurons responding
nisms of proper c
on the associative
mechanisms are di

A. A. Bogomoletz
of the Ukrainian S

Физиол. журн., 19

0 % — из зрительной и
ивной коре имеется не-
о можно полагать, что
уется в ассоциативной
обуславливая наличие
На другие нейроны ас-
номодальных нейронов
о часть нейронов ассо-
альными. Так как эта
на нейронах ассоциа-
ной, собственно корко-
хода из п.LP (36,3 %)
ых систем в результа-
из этих систем. Вслед-
орый проецируется та-
агировать импульсным
ности. Но полисенсор-
истинной конвергенции
нсорных систем, а ре-
ламических нейронах.
этих нейронов обус-
онвергенцию.

и на нейронах выхода
нсорных систем, оказа-
дением на ЭКР, свет
буждает 18 и тормозит
их возбуждением на
возбуждением и 16 тор-
и 8 торможением).
ением (36), ЭКР воз-
буждает 13 нейронов

тов факт о большом
мными потенциалами
ага в зоне 5b, указы-
п.LP в эту зону темен-
ствии с результатами
рым после введения
сительное число мече-
ся от 5 до 85 % [7].
ующих на раздраже-
ожением, свидетель-
зоны 5b на нейроны
преимущественно тор-
морфологических и
ствующих о наличии
ной 5b.

енной ассоциативной
ковая, так и проеци-
льсов. При собствен-
сов, поступающих из
х самой ассоциатив-
тах соответствующих
среди нейронов вы-
ронов: первая — мо-
нении только какой-
и, реагирующие воз-

буждением на раздражение одной сенсорной системы и торможением на раздражение других систем; третья — би- и полисенсорные нейроны, реагирующие возбуждением на раздражения разных сенсорных систем.

Нейроны первой и второй групп передают в ассоциативную кору мономодальные специфические импульсы, т. е. выполняют, по-видимо-му, такую же функцию, как и релейные нейроны специфических ядер таламуса. Предполагается, что некоторая часть этих нейронов проецируется на модально специфические нейроны ассоциативной коры. Это предположение подтверждается данными о наличии в теменной ассоциативной коре нейронов, избирательно реагирующих на раздражения не только одной модальности или субмодальности, но и строго определенного качества, в частности тона определенной частоты [10]. Импульсы другой части нейронов первой и второй групп конвергируют в ассоциативной коре на би- и трисенсорные нейроны, обуславливая наличие в ней собственно корковой конвергенции и полисенсорности некоторых нейронов. На один и тот же нейрон теменной ассоциативной коры конвергируют не только разномодальные импульсы нейронов ассоциативных ядер таламуса, но и специфические импульсы, поступающие из проекционных областей коры мозга. Эта конвергенция также является собственно корковой. Импульсы полисенсорных нейронов п.LP третьей группы, возбуждая нейроны ассоциативной коры, обуславливают их полисенсорность путем проецируемой конвергенции.

Выводы

Зона 5b теменной ассоциативной области коры мозга имеет мощные двусторонние связи с п.LP таламуса. Зона 5b оказывает на нейроны п.LP как возбуждающие, так и тормозящие влияния. Значительная часть импульсов, поступающих в зону 5b через п.LP, является модально специфическими. Некоторая часть этих импульсов возбуждает в зоне 5b соответствующие модально специфические нейроны, обеспечивая выполнение ими функции, аналогичной функции нейронов проекционных областей коры мозга. Другая часть специфических импульсов разной модальности конвергирует на одни и те же нейроны зоны 5b, обуславливая их полисенсорность. Эта конвергенция является собственно корковой. Полисенсорность части нейронов зоны 5b обусловлена конвергенцией на них импульсов полисенсорных нейронов п.LP, т. е. конвергенцией, проецируемой из таламуса.

PROPER CORTICAL AND PROJECTED CONVERGENCE OF IMPULSES OF DIFFERENT MODALITIES ON THE NEURONS OF THE PARIETAL ASSOCIATIVE CORTEX

F. N. Serkov, I. I. Shelest, N. A. Soroka

Acute experiments were performed on cats anesthetized with ketamine and immobilized with myorelaxine. Responses of identified relay neurons of the thalamic lateral posterior nucleus (n. LP) to different peripheral stimuli (light, sound, electrocutaneous stimulation) were studied aimed at determining modality and specificity of the impulse which enters the parietal associative cortex (area 5b) from these neurons. Three groups of neurons were revealed: 1 — monosensory neurons responding by excitation to stimulation of only one sensory system; 2 — neurons excited by stimulation of one sensory system and inhibited by stimulation of other systems; 3 — bi- and polysensory neurons responding by excitation to the stimulation of different sensory systems. Mechanisms of proper cortical and projected convergence of impulses of different modalities on the associative cortex neurons and participation of the described neurons in such mechanisms are discussed.

A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

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

УДК 612.826:612.821.1

Е. В. Гура, В. В. Гаркавенко

68

Для выяснения тракта в тригемических нейронах. Поэтому задачей стимуляцией каронах МЯ и В. раздражение аффе

Опыты выполнены
рия (30 мг/кг в
готовка животного

терии (для из-
течения, размещен-
латерального ва-
е на него бил-
олны, возникаю-
гассерову ганг-
етодика отведе-
ного нерва описа-
аздражении под-
-альфа волокна,
а волокна. Для
яли часть заты-
обы открыть о-
аздражали пря-
0—120 мкА с п-
яло 250 мкм) н-
и или на 1—3
оявлению мин-
звилине коры т-
ула приводило
ого колебания
писанной ранее
кивали ардуано-
твенное дыха-
ых микроэлектр-
ящего и стиму-
ийных срезах м-
микротоме.

Исследования
в ответ на с
тракта. В 43
приводила к
ные потенциа
вызванных ст
тракта и пер

Физиол. журн., 1