

сплантатов аккумулировало одорохрома (см. рис. 2, е, ж). В выделялись золотистые гранулы ПГ.

то, что число меченных флюорохрома в трансплантатах при одних ей зависели исключительно от озгом реципиента, а также от новились в данной работе под-м числом контактов трансплан-рансплантаты кусочков зритель-ного левого желудочка и третьего ользуя метод ретроградного ак-трансплантации эмбриональной вной мозг взрослых крыс, мы звязей между нейронами транс-а. В трансплантатах существует проекций в ростральные и ри этом преобладают нейроны, авлении. У небольшого числа мергенция аксонных коллатера-лы мозга хозяина. Выявленные бстратом, обеспечивающим меж-ния трансплантированного уча-

ISSUE WITH THE RAT BRAIN

L. V. Polezhaev

lant neurons by stable blue and pri-antation of the brain tissue into lateral ed that the number of fluorochrome-las with the same sites of dye injections- in the recipient brain.

метода флюоресценции катехоламинов // Физиол. журн.—1986.—32, № 3.—

B. H. Микроскопия ретроградно мече-срезах при заливке ткани мозга в С. 111—115.

я ретроградно меченных флюорохро-же.—1985.—31, № 4.— С. 500—503.

и и восстановление функций // Успехи 40.

лантация ткани мозга в норме и па-lation of various regions of embryonic Hirnforsch.—1984.—25, N 1.— P. 89—

ne mammalian CNS // Amsterdam etc.:

V. N. et al. Morphological, biochemi-tissue of adult intact and hypoxia-sub-ervous tissue // J. Hirnforsch.—1985.—

Поступила 11.02.87

УДК 612.825

Реакции нейронов теменной ассоциативной области коры головного мозга бодрствующей кошки на световую и звуковую стимуляцию

И. И. Кореньюк, Т. В. Ильичева

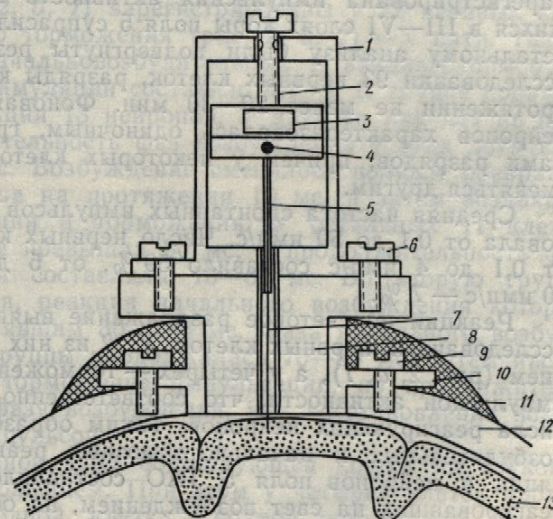
Известно, что теменная ассоциативная кора — та область неокортекса, на нейронах которой происходят конвергенция и последующая интеграция периферических сигналов различных сенсорных модальностей [1—5, 7, 8]. Однако эти данные получены главным образом в условиях острых экспериментов с использованием разных видов животных и различных наркотических веществ, а поэтому трудно сопоставимы. Кроме того, результаты экспериментов на наркотизированных животных лишь в определенной мере отражают реальную картину участия теменной ассоциативной области (ТАО) в анализе и синтезе разномодальной сенсорной информации [6, 7]. Цель настоящего исследования — выяснение особенностей реагирования нейронов ТАО коры мозга бодрствующей кошки на световую и звуковую стимуляцию.

Методика

Опыты проведены на трех бодрствующих кошках массой 2—4 кг. Под нембуталовым наркозом (35 мг/кг, внутривенно) производили трепанацию черепа в области проекции поля 5 супрасильвиевой извилины левого полушария [9]. Твердую мозговую оболочку не удаляли. На черепе устанавливали основание микроманипулятора, которое крепили с помощью винтов и быстротвердеющей пластмассы. Основание закрывали пробкой с эксцентрично расположенным в ней каналом диаметром 0,5 мм. На пробке во время экспериментов устанавливали микроманипулятор. Направляющую канюлю с микроэлектродом подводили через отверстие в пробке к поверхности твердой мозговой оболочки. Конструкция микроманипулятора приведена на рис. 1.

Рис. 1. Схема микроманипулятора для отведения импульсной активности нейронов мозга бодрствующей кошки:

1 — корпус микроманипулятора; 2 — микрометрический винт, перемещающий каретку; 3 — контактная площадка для фиксации и распайки микроэлектродов; 4 — разъем для подключения предварительного усилителя; 5 — телескопическая направляющая микроэлектрода (направляющая большего диаметра закреплена в корпусе); 6 — винты для фиксации съемной части микроманипулятора; 7 — микроэлектрод; 8 — основание микроманипулятора; 9 — фиксирующие винты; 10 — основание микроманипулятора; 11 — быстротвердеющая пластмасса (прокладка); 12 — кость черепа; 13 — кора мозга.



Микроэлектрод для отведения нейронной активности изготавливали из серебряного микропровода диаметром 10—12 мкм, заключенного в стеклянную изоляцию. Его наружный диаметр составлял 50—60 мкм. Сопротивление микроэлектрода не превышало 5 МОм. Вертикальное перемещение осуществляли микрометрическим винтом, снабженным лимбом, что позволяло по углу поворота винта контролировать погружение и выведение микроэлектрода из ткани мозга.

К опытам приступали на 3—4-е сутки после оперативного вмешательства. Живот-

ное помещали в гамак, установленный в экранированной и частично звукоизолированной камере. Голову не фиксировали. Усиленные нейронные сигналы поступали на вход блока формирования стандартных импульсов универсальной физиологической установки. Значительная часть нейронов исследована при одновременном отведении потенциалов действия от двух, трех и более клеток. В этих случаях для выделения активности одного нейрона применяли амплитудный дискриминатор. Дальнейшую обработку нейронных сигналов осуществляли в режиме реального времени на вычислительном комплексе, основанном на микро-ЭВМ «Электроника МС 12.01». Для связи с объектом был изготовлен унифицированный модуль, конструктивно выполненный на полуплате с интерфейсом системного канала. Сформированные импульсы нейронной активности поступали через блок прерывания в ЭВМ. Посредством 8-битного регистра ввода — вывода осуществляли дискретное управление стимулятором и блоком индикации. Зрительными стимулами служили вспышки света от вынесенной за пределы экранированной камеры лампы ИФК-120, соединенной с камерой световодом. Энергия вспышки составила 0,2—0,3 Дж. В качестве слухового раздражения использовали тон 1 000 Гц продолжительностью 5 мс и интенсивностью 50—70 дБ над порогом слышимости человека, подаваемый через динамический излучатель. Стимулы предъявляли случайным образом с интервалом 10—30 с. Оба источника раздражений располагали на расстоянии 15 см от головы животного. Результаты эксперимента отражались на экране цветного терминала в виде графической информации. О нейронных реакциях судили на основании оценки перистимульных гистограмм, суммированных по 15—50 реализациям. Продолжительность анализируемого периода реакции составляла 1 280 мс до и столько же после нанесения раздражения, но для иллюстрации выбирали наиболее важные участки гистограммы. Ширину бина можно было изменять во время анализа от 10 до 100 мс, что создавало условия для оптимального выявления параметров и особенностей нейронной реакции. Реакцию исследуемого нейрона рассматривали как достоверную лишь в тех случаях, когда после нанесения стимуляции отклонение от среднего значения частоты импульсации за период, предшествующий раздражению, превышало $\pm 2\sigma$.

Результаты

Зарегистрирована импульсная активность 280 нейронов, располагавшихся в III—VI слоях коры поля 5 супрасильвиевой извилины. Однако детальному анализу были подвергнуты результаты, полученные при исследовании 93 нервных клеток, разряды которых регистрировали на протяжении не менее 20—30 мин. Фоновая активность исследуемых нейронов характеризовалась одиночным, групповым и пачечным типами разрядов, причем у некоторых клеток один тип разрядов мог сменяться другим.

Средняя частота спонтанных импульсов у разных нейронов варьировала от 0,1 до 50 имп/с. Число нервных клеток с частотой разрядов от 0,1 до 4 имп/с составило 59 %, от 5 до 20 имп/с — 34 %, выше 20 имп/с — 7 %.

Реакции на световое раздражение выявлены у 26 (37,7 %) из 69 исследованных нервных клеток. У 22 из них ответ начинался возбуждением (рис. 2, а, 1), а у четырех — торможением (рис. 2, а, 2) фоновой импульсной активности, что соответственно составляло 84,6 и 15,4 % числа реагирующих нейронов. Таким образом, соотношение начально-возбудительных и начальнотормозных реакций при световой стимуляции у нейронов поля 5 ТАО составляло 5,5:1. Среди нейронов, реагирующих на свет возбуждением, на основании анализа скрытых периодов нами выделены группы нервных клеток с коротко- (до 30 мс) и длинноталатными (более 30 мс) реакциями. В группу короткоталатных отнесены восемь нейронов. Следует обратить внимание на то, что пять из них реагировали со скрытым периодом (СП) до 10 мс, а у 14 нейронов значение СП возбудительных реакций находилось от 40 до 80 мс. Фаза возбуждения была непродолжительной и у большинства нейронов составляла 10—30 мс, а следовое урежение частоты генерации импульсов, если оно развивалось, как правило, составляло 10—20 мс.

Реакции начального торможения наблюдали у четырех животных через 20—40 мс и более после внезапного угнетения, после чего наступала следующая восстановленная

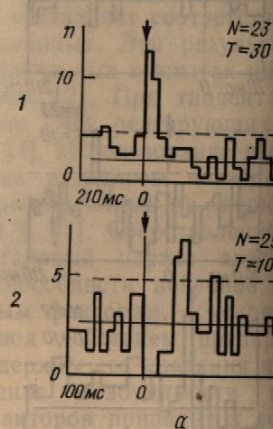


Рис. 2. Перистимульные гистограммы (а) — начального возбуждения; (б) — начального торможения:

1 — начальное возбуждение; 2 — начальное торможение; α — момент нанесения раздражения

Реакции на предъявление у 75 нейронов ТАО. Изменчивости обнаружены у 27 (36 %) животных. Изменение частоты возбуждения (рис. 2, б), а в виде начального торможения, соотношение начальных реакций при звуковой стимуляции. Латентных отнесены реакции вышл 10 мс. Продолжительность была не более 10 мс. Вниманием генерации импульсов и повторные фазы активации указанной группы СП не при активации и торможения с отнесено девять нейронов, возникала с СП, составлявшая у нейронов этой группы урежение, полное торможение не превышавшее фазу начального уровня генерации импульсов.

Реакции пяти нейронов стимул начинались торможением, далось частичное, а у одного импульсации. Продолжительность составляла от 20 до 80 мс. Для этих кошек выражено явление модальных сенсорных сигналов. Исследованы реакции на предъявления. При этом 11 (15,9 %) — только на звуковые раздражения. Реакции семи клеток

нированной и частично звукоизолированной нейронные сигналы поступали на вход универсальной физиологической установки при одновременном отведении потенциала. В этих случаях для выделения активности использовался дискриминатор. Дальнейшую обработку нейронного времени на вычислительном комплексе МС 12.01». Для связи с объектом был активно выполненный на полуплате с иными импульсы нейронной активности посредством 8-битного регистра ввода — вычитателя и блоком индикации. Зрительный вынесенный за пределы экранированной камеры световодом. Энергия вспышки раздражения использовала тон 1 000 Гц 50—70 дБ над порогом слышимости человека. Стимулы представляли случайным образом раздражений располагали на расстоянии эксперимента отражались на экране цветной. О нейронных реакциях судили на осциллограммах по 15—50 реализациям, реакция составляла 1 280 мс до и столь иллюстрации выбирали наиболее важные было изменять во время анализа от 10 до 100 мс выявления параметров и особенностей нейрона рассматривали как достоверные стимуляции отклонение от среднего, предшествующий раздражению, превы-

ность 280 нейронов, располагавшихся в височной извилине. Однако результаты, полученные при анализе, ряды которых регистрировали на фоне активности исследуемых групповым и пачечным типом клеток один тип разрядов мог

ульсов у разных нейронов варьировались с частотой разрядов от 5 до 20 имп/с — 34 %, выше

не выявлены у 26 (37,7 %) из 69 из них ответ начинался возбуждением (рис. 2, а, 2) фоновой составляющей составляло 84,6 и 15,4 % соответственно. Таким образом, соотношение начальных реакций при световой стимуляции составляло 5,5:1. Среди нейронов, на основании анализа скрытых клеток с коротко- (до 30 мс) акциями. В группу коротколатентных обратил внимание на то, что в периодом (СП) до 10 мс, а у остальных реакций находилось от 40 до 100 мс продолжительной и у большинства, а следовое урежение частоты возникало, как правило, составля-

Реакции начального торможения при нанесении светового раздражения наблюдали у четырех нейронов. Это торможение развивалось через 20—40 мс и более после стимула и выражалось в постепенном или внезапном угнетении импульсации на протяжении 20—40 мс, после чего наступала фаза активации по типу «отдачи» с последующим восстановлением фонового уровня импульсации.

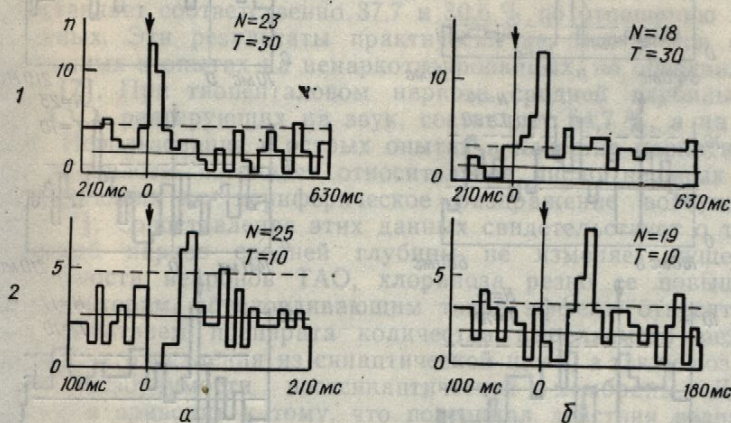


Рис. 2. Перистимульные гистограммы реакции нейронов ТАО на световое (а) и звуковое (б) раздражения:

1 — начальное возбуждение; 2 — начальное торможение; n — число импульсов в бине; N — число реализаций; момент нанесения раздражений обозначен стрелкой; T — время бина, мс.

Реакции на предъявление звукового раздражения исследованы у 75 нейронов ТАО. Изменения характера и частоты спонтанной активности обнаружены у 27 (30,6 %) из них. Реакции в виде начального возбуждения (рис. 2, б, 1) зарегистрированы у 22 нервных клеток, а в виде начального торможения (рис. 2, б, 2) — у пяти. Таким образом, соотношение начальновозбудительных и начальнотормозных реакций при звуковой стимуляции составило 4,4:1. К группе коротколатентных отнесены реакции 13 нейронов. У двух из них СП не превышал 10 мс. Продолжительность фаз возбуждения у этих двух клеток была не более 10 мс. Возбуждение сменялось полным прекращением генерации импульсов на протяжении 10 мс, а затем возникали повторные фазы активации и торможения. У остальных 11 клеток указанной группы СП не превышал 30 мс, а продолжительность фаз активации и торможения составляла 10—30 мс. Во вторую группу отнесено девять нейронов, реакция начального возбуждения которых возникала с СП, составлявшим 30—100 мс. Фаза начального возбуждения у нейронов этой группы продолжалась 10—30 мс, затем наступало урежение, полное торможение импульсации, по продолжительности не превышавшее фазу возбуждения, или восстановление исходного уровня генерации импульсов.

Реакции пяти нейронов ТАО бодрствующей кошки на звуковой стимул начинались торможением. При этом у четырех клеток наблюдалось частичное, а у одной клетки — полное торможение фоновой импульсации. Продолжительность торможения у разных клеток составляла от 20 до 80 мс. Для того чтобы выяснить, как у бодрствующих кошек выражено явление конвергенции на нейронах ТАО разно-модальных сенсорных сигналов, у 69 нейронов этой области были исследованы реакции на предъявление световых и звуковых раздражений. При этом 11 (15,9 %) из них реагировали только на свет, 10 (14,5 %) — только на звук, т. е. были моносенсорными, 15 (21,7 %) нервных клеток отвечали на оба вида стимуляции (бисенсорные нейроны). Реакции семи клеток на оба вида раздражений начинались

возбуждением (рис. 3, 1), у двух — торможением (рис. 3, 2), т. е. были однонаправленными, а у шести — разнонаправленными (рис. 3, 3). Описанные ответы могли возникать с одинаковыми и разными СП.

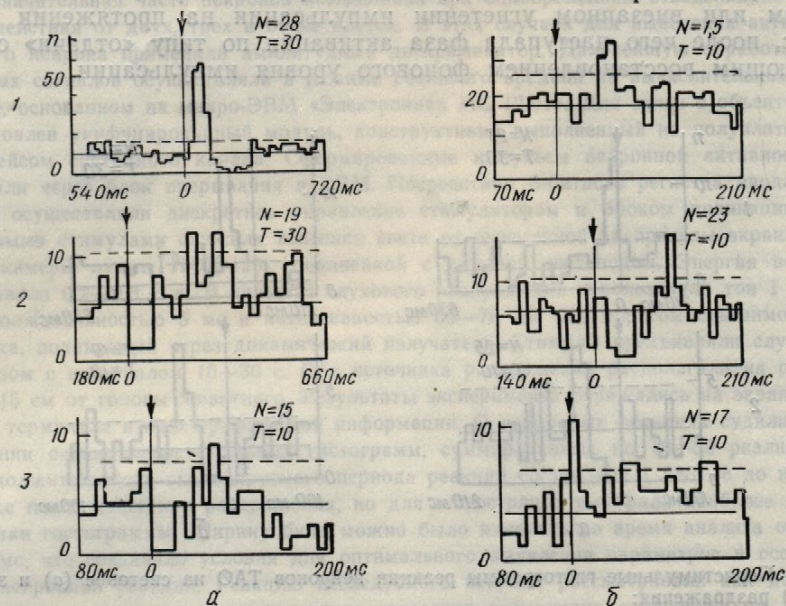
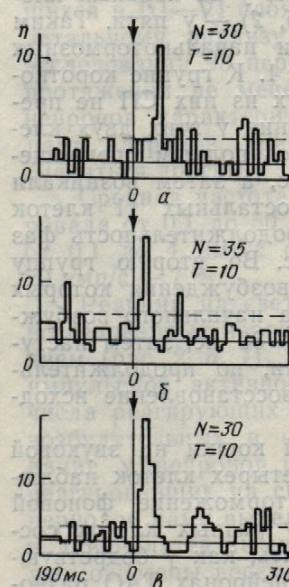


Рис. 3. Одно- (1, 2) и разнонаправленные (3) реакции трех бисенсорных нейронов ТАО на световое (а) и звуковое (б) раздражения. Обозначения те же, что на рис. 2.

Для выяснения процессов, происходящих в нейронах ТАО при конвергенции на них разномодальных сенсорных сигналов, 28 нервным клеткам световое и звуковое раздражения предъявляли одновременно.



Выявлено 16 (57 %) нейронов, характер импульсации которых при комплексном раздражении существенно отличался от тех реакций, которые развивались при изолированном предъявлении одного из стимулов. Среди них семь клеток были моносенсорными, пять — бисенсорными, а у четырех нейронов достоверных реакций на световые или звуковые стимулы при изолированном их применении не обнаружено. Ответ на комплексное раздражение представляет собой не просто алгебраическую сумму ответов на каждое отдельно взятое раздражение, а является качественно новым типом реакции (рис. 4). Особый интерес в этом отношении представляют нервные

Рис. 4. Перистимульные гистограммы реакций бисенсорного нейрона ТАО на световое (а), звуковое (б) и комплексное (в) раздражения. Обозначения те же, что на рис. 2.

клетки, которые не реагировали на отдельно предъявляемые световое и звуковое раздражения и изменяли характер импульсации при одновременном их нанесении. У трех из них развивались интенсивные импульсные разряды, а у одного нейрона наблюдалась реакция первичного торможения.

Обсуждение

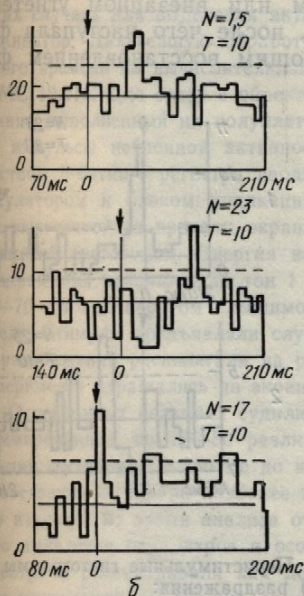
Настоящее исследование периферических раздражения и условиях наркотического состояния животных число нейронов, реагирующих на световое раздражение, составляет соответствующим образом исследованных. Эти результаты, полученные в опытах на животных [7]. При тииопенталовом наркозе нейроны ТАО, реагирующие на световое раздражение, составили 47,7 % [4]. Использование вещества хлоралозы повышает количество реагирующих на световое раздражение до 76,2 % [7]. Сопоставление тиопенталового наркоза с тиопенталовым наркозом с точки зрения ответоспособности нейронов основным факторам, обуславливающим изменение под действием препарата задержку его удаления, повышение возбудимости этих факторов приводит к нейрону при меньшей амплитуде потенциала [6].

Если рассмотреть соотношениями нейронами, включающими ферический стимул, то при бодрствующих животных оных, находящихся под хлоралозой — 3,3:1 [4]. Развивающиеся числа возбуждающихся нейронами, по-видимому, либо задерживаются нейронами коры, либо пути их следования в кору. Число реагирующих нейронами в наркозе по сравнению с хлоралозой существующих нейронов.

Полученные нами результаты сенсорных нейронов у бодрствующих животных, находящих под наркозом, полагают, что у бодрствующих нейронов ТАО раздражением значительно меньшее влияние входов других модальностей существуют нейроны ТАО, ферические раздражения таковы, что поступление к нейронам релейных ядер таламуса. Число реагирующих к нейронам полей 5 и 7.

Таким образом, к выводам экспериментов с применением с большой осторожностью изменяют нервные процессы.

можением (рис. 3, 2), т. е. были разнонаправленными (рис. 3, 3). Динаковыми и разными СП.



реакции трех бисенсорных нейронов

ходящих в нейронах ТАО при сенсорных сигналах, 28 нервными предъявляли одновременно. 6 (57 %) нейронов, характер которых при комплексном и существенно отличался от тех, которые развивались при изолированном предъявлении одного из стимулов: семь клеток были моносенсорными, а у четырех достоверных реакций на звуковые стимулы при изолированном применении не обнаружено. Отдельное раздражение представило просто алгебраическую сумму каждого отдельно взятого раздражителя, является качественно новым (рис. 4). Особый интерес в нем представляют нервные

импульсные гистограммы реакций бисенсорных нейронов ТАО на световое (а), звуковое (б) раздражения.

Особенно предъявляемые световые раздражители при однонаправленных интенсивных импульсах наблюдалась реакция первично-

Обсуждение

Настоящее исследование позволило выявить особенности реакций нейронов ТАО коры головного мозга бодрствующих животных на периферические раздражения и их отличия от результатов, полученных в условиях наркотического сна. Установлено, что у бодрствующих животных число нейронов, реагирующих на световое и звуковое раздражения, составляет соответственно 37,7 и 30,6 % по отношению к числу исследованных. Эти результаты практически не отличаются от данных, полученных в опытах на ненаркотизированных, но обездвиженных животных [7]. При тиопенталовом наркозе средней глубины число нейронов ТАО, реагирующих на звук, составляет 54,7 %, а на свет — 47,7 % [4]. Использование в острых опытах в качестве наркотического вещества хлоралозы повышает относительное число нервных клеток ТАО, реагирующих на периферическое раздражение возбуждением, до 76,2 % [7]. Сопоставление этих данных свидетельствует о том, что тиопенталовый наркоз средней глубины не изменяет существенно ответоспособности нейронов ТАО, хлоралоза резко ее повышает. К основным факторам, обуславливающим такой эффект, относят увеличение под действием препарата количества выделяемого медиатора или задержку его удаления из синаптической щели, а также возможное повышение возбудимости постсинаптической мембраны. Действие этих факторов приводит к тому, что потенциал действия возникает в нейроне при меньшей амплитуде возбуждающего постсинаптического потенциала [6].

Если рассмотреть соотношение между возбуждающимися и тормозящимися нейронами, включающимися в ответную реакцию на периферический стимул, то при световом раздражении в наших опытах у бодрствующих животных оно составляет 5,5:1, в опытах на животных, находящихся под хлоралозовым наркозом, 5,0:1 [7], а тиопенталовым — 3,3:1 [4]. Развивающееся под действием наркоза уменьшение числа возбуждающихся нейронов по отношению к тормозящимся отражает, по-видимому, либо усиление активности собственных тормозящих нейронов коры, либо блокаду возбуждающих импульсов на пути их следования в кору мозга. При этом, как было указано выше, число реагирующих нейронов у животных под неглубоким барбитуровым наркозом по сравнению с бодрствующими изменяется незначительно, а хлоралоза существенно увеличивает общее число реагирующих нейронов.

Полученные нами результаты показывают также, что число полисенсорных нейронов у бодрствующих животных значительно меньше, чем у животных, находящихся под хлоралозовым наркозом. Следует полагать, что у бодрствующего животного реакция, вызванная в нейронах ТАО раздражением определенной модальности, испытывает значительно меньшее влияние со стороны возбуждающих и тормозящих входов других модальностей. В настоящей работе показано, что существуют нейроны ТАО, СП реакций которых на определенные афферентные раздражения такой же, как и ответов нейронов соответствующих проекционных зон. Это обстоятельство указывает на возможность поступления к нейронам ТАО импульсов непосредственно из релейных ядер таламуса. Такие афферентные сигналы при поступлении к нейронам полей 5 и 7 сохраняют свою специфичность.

Таким образом, к выводам, сделанным на основании результатов экспериментов с применением наркотических веществ, следует относиться с большой осторожностью, поскольку эти препараты существенно изменяют нервные процессы, присущие мозгу бодрствующего животного.