

Участие нервных элементов первого слоя слуховой коры головного мозга кошки в распространении в ней возбуждения

Т. Х. Кирьязова, В. Д. Тараненко

К настоящему времени накоплены морфологические данные о послойной организации, клеточном распределении и связях между нейронами коры головного мозга. В ряде морфологических работ подробно рассмотрена структурная организация первого слоя неокортекса [3, 11, 12, 15] и сделана попытка ее функциональной интерпретации [8]. Не вызывает сомнений, что характер распространения афферентных волокон, поступающих в кору, ход аксонов интернейронов коры, их ветвление и особенности формирования связей являются важными факторами, определяющими межнейронное функциональное взаимодействие и формирование внутрикорковых нейронных цепей. Однако функциональная роль различных слоев коры, входящих в их состав нейронов и нервных волокон во многих случаях остается малоизученной. В настоящей работе исследовали распространение возбуждения, возникающего в IV слое неокортекса, через элементы I слоя к другим нейронам коры мозга.

Методика

Опыты выполнены на ненаркотизированных, обездвиженных тубокуранином кошках, у которых осуществляли нейрональную изоляцию полоски слуховой коры (зона AI) по ранее описанной методике [6]. В пределах приготовленной полоски коры по методу Тараненко и Лопанцева [7] производили дополнительную перерезку нижних слоев, разделяющую ее на два блока примерно одинаковых размеров, с сохранением под пияльной оболочкой интактного мостика корковой ткани толщиной в один слой — 250 мкм (рис. 1). Все подготовительные операции осуществляли под микроскопом.

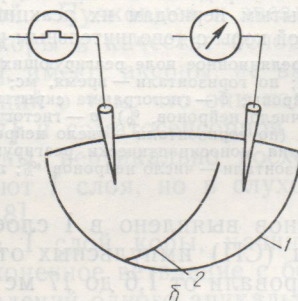
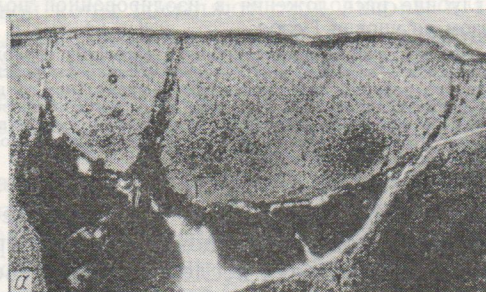


Рис. 1. Гистологический срез изолированной полоски коры головного мозга с дополнительной подрезкой до уровня I слоя (а) и схема расположения раздражающего и регистрирующего электродов в ней (б):

1 — основной изолирующий разрез; 2 — дополнительный разрез.

наркозом (25 мг/кг, внутривенно). Во время опыта раневые поверхности обрабатывали 0,5 %-ным раствором новокаина. Раздражающий и отводящий электроды размещали в полоске по разные стороны дополнительного разреза на расстоянии 1,5—2,0 мм друг от друга. Полоску коры раздражали монополярно прямоугольными толчками электрического тока силой 50—70 мкА, продолжительностью 0,2 мс. Раздражающий электрод (катод) погружали в изолированную полоску на глубину IV слоя коры (1,0—1,2 мм от пияльной оболочки). Индифферентный электрод располагали на кости черепа. Импульсную активность нейронов изолированной полоски коры отводили внеклеточно с помощью стеклянных микроэлектродов, заполненных раствором NaCl (4 моль/л); сопротивление электродов составляло 5—12 МОм. По окончании опыта производили гистологический контроль, измерение толщины слоев и ширины интактного мостика корковой ткани, соединяющего два блока изолированной полоски коры. Препараты коры мозга окрашивали по методу Гольджи и Ниссля.

Результаты

В ответ на внутрикорковое раздражение (ВКР), приложенное на уровне IV слоя в одном блоке изолированной полоски коры, нами зарегистрированы реакции 161 нейрона второго блока этой полоски, соединенного с первым посредством мостика корковой ткани шириной 250 мкм (I слой). Наибольшее число реагирующих нейронов обнаружено в VI слое коры (28,5 %); во II, III, IV и V слоях реагирующие нейроны составили соответственно 20, 11, 14 и 19 % общего числа исследованных нейронов. Наименьшее число реагирующих на ВКР

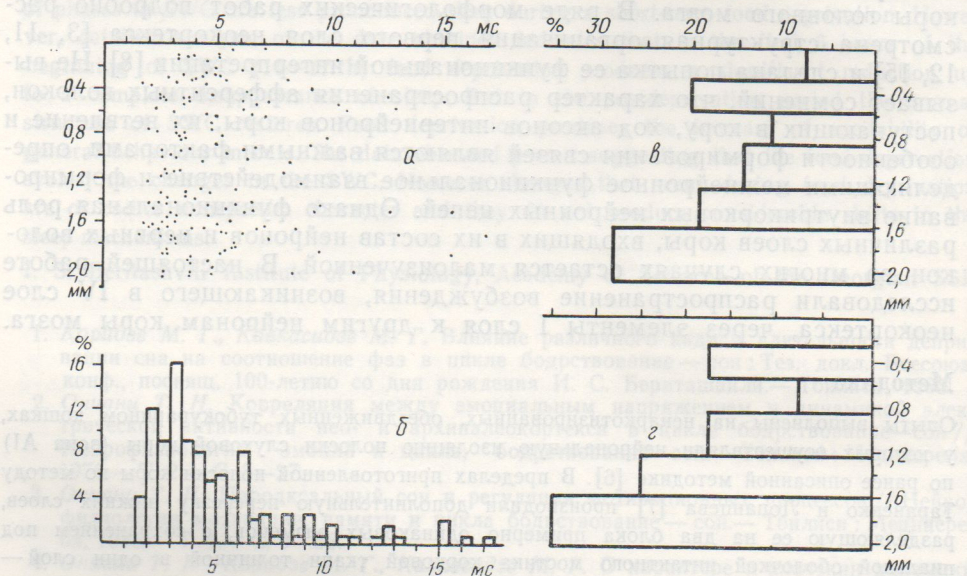


Рис. 2. Распределение нейронов, реагирующих на внутрикорковое раздражение (ВКР), по скрытым периодам их реакций и глубине расположения в изолированной полоске слуховой коры с дополнительным разрезом до уровня I слоя:

а — корреляционное поле реагирующих нейронов по глубине расположения и скрытому периоду их реакции; по горизонтали — время, мс; по вертикали — глубина, мм; точками обозначены реагирующие нейроны; б — гистограмма скрытых периодов реакций (по горизонтали — время, мс; по вертикали — число нейронов, %); в — гистограмма распределения этих нейронов по слоям изолированной полоски (по горизонтали — число нейронов, %; по вертикали — глубина, мм); г — гистограмма распределения моносинаптически реагирующих на ВКР нейронов по слоям изолированной полоски (по горизонтали — число нейронов, %; по вертикали — глубина, мм).

нейронов выявлено в I слое коры — 7,5 % (рис. 2, а, в). Скрытые периоды (СП) импульсных ответов нейронов в исследованном препарате варьировали от 1,6 до 17 мс (рис. 2, а, б). Среди исследованных ответов нами не идентифицированы антидромные реакции. Значительную часть исследованных нейронов (25 %) составили моносинаптически реагирующие нейроны со скрытым периодом 1,6—2,9 мс. Нервные клетки, отвечавшие на ВКР после одного синаптического переключения, значительно преобладали в нижних слоях (рис. 2, г). Наибольшее число моносинаптически возбуждавшихся нейронов приходилось на V и VI слои (22,5 и 35 % соответственно). Во II и IV слоях зарегистрировано одинаковое число реагирующих нейронов — 17,5 %, в III слое — 7,5 %. В I слое моносинаптические ответы не отмечены.

Реакции со скрытым периодом 3,0—4,0 мс мы отнесли к дисинаптическим. С таким СП реагировало 26 % исследованных клеток, т. е. число моно- и дисинаптически возникающих ответов оказалось практически одинаковым. Наибольшее число дисинаптических реакций мы зарегистрировали во II и VI слоях (21 %), немного меньше их было в III слое (19 %), в I, IV и V слоях выявлено соответственно 10, 12 и 17 % ответов такого типа. У 49 % всех реагирующих на ВКР нейронов СП ответов находился в диапазоне 4,1—17 мс. Однако у большинства из них он не превышал 10 мс (41,5 %). Полисинаптически реагирующие нейроны обнаружены во всех слоях коры.

В I слое заре-
У семи из них СП
имели СП в диапа-
ВКР со скрытым п

Обсуждение

Результаты наших
чений взаимодейст-
структурные элемен

ВКР, приложе-
модель, достаточн
нейронов «входа»
большинство терм
образом, все заре
коры — результат
внутрикорковым н
полоске коры мозга
нением целостности
ронов на ВКР зам
но VI слоев. Изв
образуют обширны
гающие I слоя кор
нейронами данного
дополнительного р
элементов I слоя,
синаптические реар
зи аксонов клеток
волокон, достигаю
II—VI слоев коры.
[1, 8, 9, 12], в со
клеток V и VI слое
слуховой коры пос
тые клетки, описан
«мишени» специфи
дящие за пределы
маются к I слою.
коры описаны ши
щие аксонные кол
коре подобных типс

Обычно апика
дихотомически вет
шим числом шипик
дендрита в I слое
ных случаях 800 м
дражающего и от
опытов — 3 и 4 мм
заключить, что ак
волокна, поднима
этом слое на тако
тов на ВКР указы
вой коры, достига
аркообразных нисх

Максимальный
близок к СП реак
Это свидетельствует
уровня I слоя со
длинных внутрикор
ной коры головного

Данные о выс
же указывают на б

В I слое зарегистрированы реакции на ВКР 13 нервных клеток. У семи из них СП находился в пределах 3,0—4,9 мс, пять нейронов имели СП в диапазоне 5,0—7,0 мс, а один нейрон I слоя реагировал на ВКР со скрытым периодом 10,2 мс.

Обсуждение

Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что в обеспечении взаимодействия корковых нейронов значительную роль играют структурные элементы I слоя коры.

ВКР, приложенное на уровне IV слоя слуховой коры, создает модель, достаточно адекватную условиям естественной стимуляции нейронов «входа» IV слоя, на которых оканчивается подавляющее большинство терминалей специфических афферентов [4, 14]. Таким образом, все зарегистрированные в наших опытах реакции нейронов коры — результат последующего распространения возбуждения по внутрикорковому нейронным цепям. В опытах на изолированной полоске коры мозга с дополнительной перерезкой нижних слоев и сохранением целостности I слоя среди всех моносинаптических реакций нейронов на ВКР заметно преобладали такие ответы нейронов V и особенно VI слоев. Известно, что пирамидные клетки именно этих слоев образуют обширные восходящие пучки апикальных дендритов, достигающие I слоя коры и ветвящиеся в нем [13]. Поскольку связи между нейронами данного препарата, расположенными по разные стороны дополнительного разреза, осуществляются лишь при участии нервных элементов I слоя, следует признать, что все зарегистрированные моносинаптические реакции обусловлены передачей возбуждения через связи аксонов клеток IV слоя и (или) проходящих в нем афферентных волокон, достигающих I слоя, с апикальными дендритами нейронов II—VI слоев коры. Эти дендриты образуют в коре восходящие пучки [1, 8, 9, 12], в составе которых преобладают дендриты пирамидных клеток V и VI слоев [13]. Однако неясно, какие именно нейроны IV слоя слуховой коры посылают свои аксоны в I слой. «Пучковые» и звездчатые клетки, описанные в IV слое слуховой коры в качестве основной «мишени» специфических афферентов [14, 18], имеют аксоны, не выходящие за пределы IV—III слоев, и нет сведений о том, что они поднимаются к I слою. В IV слое зрительной [17] и соматосенсорной [10] коры описаны шипиковые звездчатые нейроны, вертикально восходящие аксонные коллатерали которых достигают I слоя, но в слуховой коре подобных типов клеток не обнаружено [18].

Обычно апикальные дендриты, входя в I слой коры, начинают дихотомически ветвиться и образуют густое конечное ветвление с большим числом шипиков [3]; однако размах ветвлений одного апикального дендрита в I слое обычно не превышает 300 мкм [2], достигая в отдельных случаях 800 мкм [14]. Поскольку расстояние между треками раздражающего и отводящего электродов составляло 1,5—2,0, а в ряде опытов — 3 и 4 мм, результаты наших исследований позволяют также заключить, что аксоны нейронов IV слоя коры и (или) афферентные волокна, поднимающиеся в I слой, распространяются тангенциально в этом слое на такое расстояние. Полное отсутствие антидромных ответов на ВКР указывает на то, что аксоны нейронов разных слоев слуховой коры, достигающие I слоя, и аксоны клеток этого слоя не образуют аркообразных нисходящих ветвлений, опускающихся в IV слой.

Максимальный СП реакций в наших опытах составил 17 мс и был близок к СП реакций на ВКР нейронов интактной слуховой коры [4]. Это свидетельствует о том, что при перерезке нижних слоев коры до уровня I слоя сохраняется возможность формирования достаточно длинных внутрикорковых нейронных цепей, характерных и для интактной коры головного мозга.

Данные о высокой синаптической плотности в I слое коры [5] также указывают на большое значение в интегративной деятельности коры

синаптических процессов, протекающих в I слое. Известно, что значительная часть пирамидных нейронов коры посылает апикальные дендриты в I слой, где число аксошипиковых синапсов на дендритных отростках одной пирамидной клетки находится в пределах 1 000—3 000, что составляет около 20 % общего возбуждающего входа в этому нейрону [16]. Каждый аксон в I слое может образовывать от нескольких сотен до нескольких тысяч аксошипиковых синапсов [1], создавая таким образом мощный аппарат для функционального объединения пирамидных клеток. Результаты настоящего исследования, полученные на препарате изолированной полоски слуховой коры с дополнительной подрезкой до уровня I слоя, свидетельствуют о том, что межнейронные связи, осуществляющиеся через аксодендритную систему этого слоя коры, играют важную роль в функциональном объединении нейронов.

PARTICIPATION OF NEURAL ELEMENTS OF THE FIRST LAYER IN THE SPREAD OF EXCITATION IN THE CEREBRAL AUDITORY CORTEX OF THE CAT

T. Kh. Kiryazova, V. D. Taranenko

Isolated slab of the auditory cortex separated (by an additional cut) into two domains interconnected by the intact cortical tissue of the first layer (250 μ m wide) has been used to show that excitation of neurons and nerve fibres in the fourth layer is transformed into the vertically ascending flow of impulses which spread horizontally in the first layer activating neurons of other cortical layers. This activation is carried out through the vertical bundles of apical dendrites of pyramidal cells and that is how the functional unification of different neurons located at the all cortical levels is ensured.

I. I. Mechnikov University, Ministry of Higher
and Secondary Special Education of the Ukrainian SSR, Odessa

1. Бабминдра В. П., Брагина Т. А. Структурные основы межнейронной интеграции.— Л.: Наука, 1982.— 164 с.
2. Бурчинская Л. Ф. Нейронный состав и межнейронные связи поля 5 теменной ассоциативной области коры мозга кошки // Нейрофизиология.— 1979.— 11, № 1.— С. 35—42.
3. Лазриев И. Л., Кикнадзе Г. И. Особенности ультраструктурной организации нейрона пила I слоя коры больших полушарий кошки // Нейрофизиология.— 1983.— 15, № 1.— С. 50—55.
4. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы.— Киев: Наук. думка, 1977.— 215 с.
5. Серков Ф. Н., Генис Е. Д. Количественная и качественная характеристика синапсов в разных слоях слуховой коры // Нейрофизиология.— 1980.— 12, № 2.— С. 131—138.
6. Тараненко В. Д., Рабцевич М. А. Реакции нейронов изолированной полоски слуховой коры мозга кошки на внутрикорковое раздражение // Там же.— 1982.— 14, № 1.— С. 85—93.
7. А. с. 1358927 СССР, МКИ А 61 В 5/00. Способ исследования структурно-функциональных связей в коре головного мозга / В. Д. Тараненко, В. Э. Лопанцев.— Оpubл. 15.12.87, Бюл. № 46.
8. Eccles J. C. The horizontal (tangential) fibres system of lamina I of the cerebral neocortex // Acta morphol. Hungarica.— 1983.— 31, N 1/3.— P. 261—284.
9. Fleischhauer K., Petsche H., Wittkowski W. Vertical bundles of dendrites in the neocortex // Z. Anat. Entwickl. Gesch.— 1972.— 136, N 1.— P. 213—223.
10. Jones E. G. Varieties and distribution of non-pyramidal cells in the somatic sensory cortex of the squirrel monkey // J. Comp. Neurol.— 1975.— 160, N 1.— P. 205—267.
11. Jones E. G., Powell T. P. S. Electron microscopy of the somatic sensory cortex of the cat. 2. The fine structure of layers I and II // Phil. Trans. Roy. Soc. B.— 1970.— 257, N 812.— P. 13—21.
12. Marin-Padilla M. Neurons of the layer I (a developmental analysis) // Cerebral cortex— New York; London: Plenum press, 1984.— Vol. 1.— P. 447—478.
13. Sakai M. Dendritic bundles formed by layer VI pyramidal cells in the monkey frontal association cortex // Exp. Brain. Res.— 1985.— 58, N 3.— P. 609—612.
14. Sousa-Pinto A. The structure of the first auditory cortex (AI) in the cat // Arch. Ital. Biol.— 1973.— 111, N 1.— P. 112—137.
15. Sousa-Pinto A., Paula-Barbosa M., do Carmo-Matos M. A Golgi and electron microscopical study of nerve cells in layer I in the cat auditory cortex // Brain Res.— 1975.— 95, N 2/3.— P. 443—458.

16. Szentágothai J. The tion // Proc. Roy. S.
17. Valverde F. Short Intern. J. Neurosci.
18. Winer J. A. Anatol Neurol.— 1984.— 22

Одес. ун-т им. И. И. М-ва высш. и сред. спе

УДК 615.9—0.85.7

Структурно-функ в различных от при воздействии

Н. В. Кокшарева, Л. Н.

Определяющим в пестицидов (произ каталитической фу К.Ф.3.1.1.8) во все иннервацию. При з прямо пропорциона определяет симпто роги, нарушение пс

По сравнению весьма полно и угл бамагов изучены е о том, что некотор ческих дозах вызв мозгу и нарушают Вместе с тем в на указанных пестицид

Цель данного пестицидов (на мо ратом диоксакарбс оказывать влияние структуру спинного

Методика

Опыты проведены на 60 массой 2,0—2,5 кг. Под ную дозу (ДЛ₅₀) диокк делиали методом наими вычисленных по методу вали по изменению ф крыс, а также активнос мозга кроликов (продо. холмиках крыши среднеи Диоксакарб (2,13- внутрижелудочно в доз АХЭ определяли коло животных декапитирова ного мозга изучали по лекторной дуге [6, 7]. на наркотизированных активности — суммарном