

С. П. НАРИКАШВИЛИ

К ПРОИСХОЖДЕНИЮ ПОСЛЕДЕЙСТВИЯ В СЕНСОРНОЙ ОБЛАСТИ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ КОШКИ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ РАЗНЫХ УЧАСТКОВ АФФЕРЕНТНОГО ПУТИ

Наряду со многими актуальными вопросами нейрофизиологии, Леон Абгарович Орбели достаточное внимание уделял изучению характеристики и происхождения последействия в разных афферентных системах. Это видно на примере как собственных исследований [15], так и работ многих его учеников и последователей, изучавших у людей так называемые последовательные образы (см. обзор и литературу 1). Интерес к последовательным образам, возникающим вслед за периферическим воздействием, был обусловлен, с одной стороны, возможностью проследить за особенностями протекания следовых явлений в головном мозге как нейрофизиологической основы памяти, а с другой—перспективой их использования как теста для изучения влияния на них ощущений другой модальности, т. е. для исследования вопроса взаимодействия афферентных систем.

Несмотря на то, что наиболее богато следовые явления воспринимаются человеком, который может точно отчитываться об их тонких особенностях (переливы цветов, яркостей, форм и т. д.), вопрос о происхождении центрального последействия вообще, понятно, не может быть изучен без соответствующих опытов на животных, когда (в зависимости от задач) можно производить раздражение или разрушение ряда как корковых, так и подкорковых образований.

Особое внимание электрофизиологическому изучению последействия в сенсорной области коры больших полушарий головного мозга впервые, видимо, уделил Эдриан [5]. Вслед за ним Чанг [11] специально и подробно изучал условия возникновения ритмического последействия в виде нескольких регулярно возникающих постепенно ослабевающих медленных электрических потенциалов в соматосенсорной, зрительной и слуховой коре кошки. Вскоре Бремер и Бонне [10], резюмируя свои ранние наблюдения, описали такое же явление в слуховой коре, назвав его медленным сенсорным последействием. Нет необходимости дальше перечислять последующих исследователей данного вопроса, следует лишь отметить, что начиная уже с периода опубликования означенных работ относительно природы происхождения медленного сенсорного последействия сложилось два диаметрально противоположных взгляда. Чанг [11, 12] рассматривал последействие в сенсорной коре как доказательство повторных циркулирующих импульсов по так называемым замкнутым тала-

мокортикальным нервным кругам. К такому заключению он пришел на основании того факта, что одинакового характера медленные волны последствий возникали в ответ на периферические раздражения как в коре, так и в соответствующем таламическом релейном ядре. В противоположность этому Эдриан [5, 6], так же как Бремер и Бонне [10], показали, что означенные электрические волны последствий в таламическом релейном ядре сохранялись и после инактивации или удаления соответствующей проекционной области коры. Это дало им возможность приписать явление целиком особенностям активности нейронов таламических релейных ядер, в частности их авторитмичности [10]. Последнее предположение нашло полное подтверждение в ряде последующих работ (см. обзор и литературу 2, 7).

Целью данной работы, проведенной совместно с Д. В. Каджая и А. С. Тимченко, было выяснение значения соответствующей проекционной области коры в организации ритмического медленного последствия. Для этого можно было бы прибегнуть к тому же способу инактивации или экстирпации проекционной области коры с последующим наблюдением за таламическим последствием. Но можно было применить и раздражение волокон радиации, а также других более периферических частей анализатора, и установить особенности возникновения медленного последствия при раздражениях до таламического уровня или после него, и в какой степени в последнем случае эффект зависит от таламического релейного ядра.

Методика. Опыты были проведены на кошках. После операции под эфирным наркозом животным вводился тубокурарин, и они переводились на искусственное дыхание. К опытам приступали через 1,5—2 часа после дачи эфира. Так как у ненаркотизированного препарата (с десинхронизацией ЭЭГ) ритмическое медленное последствие не возникает [4], интраперитонеально им вводили незначительное количество нембутала (5—10 мг/кг), создавая этим самым необходимую фоновую активность для оптимального возникновения последствия. Все опыты проведены в таких условиях.

Потенциалы отводились монополярно (индифферентный электрод в кости над лобной пазухой) пуговчатыми электродами с поверхности слуховой коры (передняя или средняя эктосильвиева извилина) при раздражениях (прямоугольные импульсы 0,3 мсек, 2—4 в, 1 раз в 2—3 сек, биполярные стальные электроды, ориентированные стереотаксически) разных частей центрального афферентного пути. В некоторых опытах при одновременной регистрации активности коры и таламического передаточного ядра (моно- или биполярно) прибегали к охлаждению всей слуховой коры (прикладывание целлофанового мешочка со льдом) или ее удалению (субпиальным отсасыванием) при адекватной стимуляции рецепторов. Потенциалы регистрировались на двухлучевом катодном осциллографе. Электролитическое повреждение производилось анодом постоянного тока (3 мА—30 сек). После опыта расположение кончиков раздражающих электродов проверялось на срезах мозга.

Результаты опытов и их обсуждение. В соответствии с данными Чанга [11] наиболее отчетливо и легко ритмическое медленное последствие возникает на звуковой щелчок в слуховой коре. Но оно возникает и на раздражение любого пункта данного афферентного пути. Так, на рис. 1 через известные интервалы зарегистрированы ответные реакции слуховой коры на звуковые щелчки (А), на одиночные раздражения ил-

силатерального внутреннего коленчатого тела (Б), слуховой радиации — приблизительно на равном расстоянии от коры и коленчатого тела (В), слуховой коры рядом с отводящим электродом (Г). На рисунке хорошо видно, что в случае действия звукового щелчка в обеих гемисферах, после некоторой паузы вслед за первичным ответом, возникают хорошо выраженные синхронные волны ритмического последействия (А). При раздражении же внутреннего коленчатого тела, радиации или самой коры последствие, по понятным причинам, возникает только на своей стороне. Важно то, что раздражение любого участка центрального пути

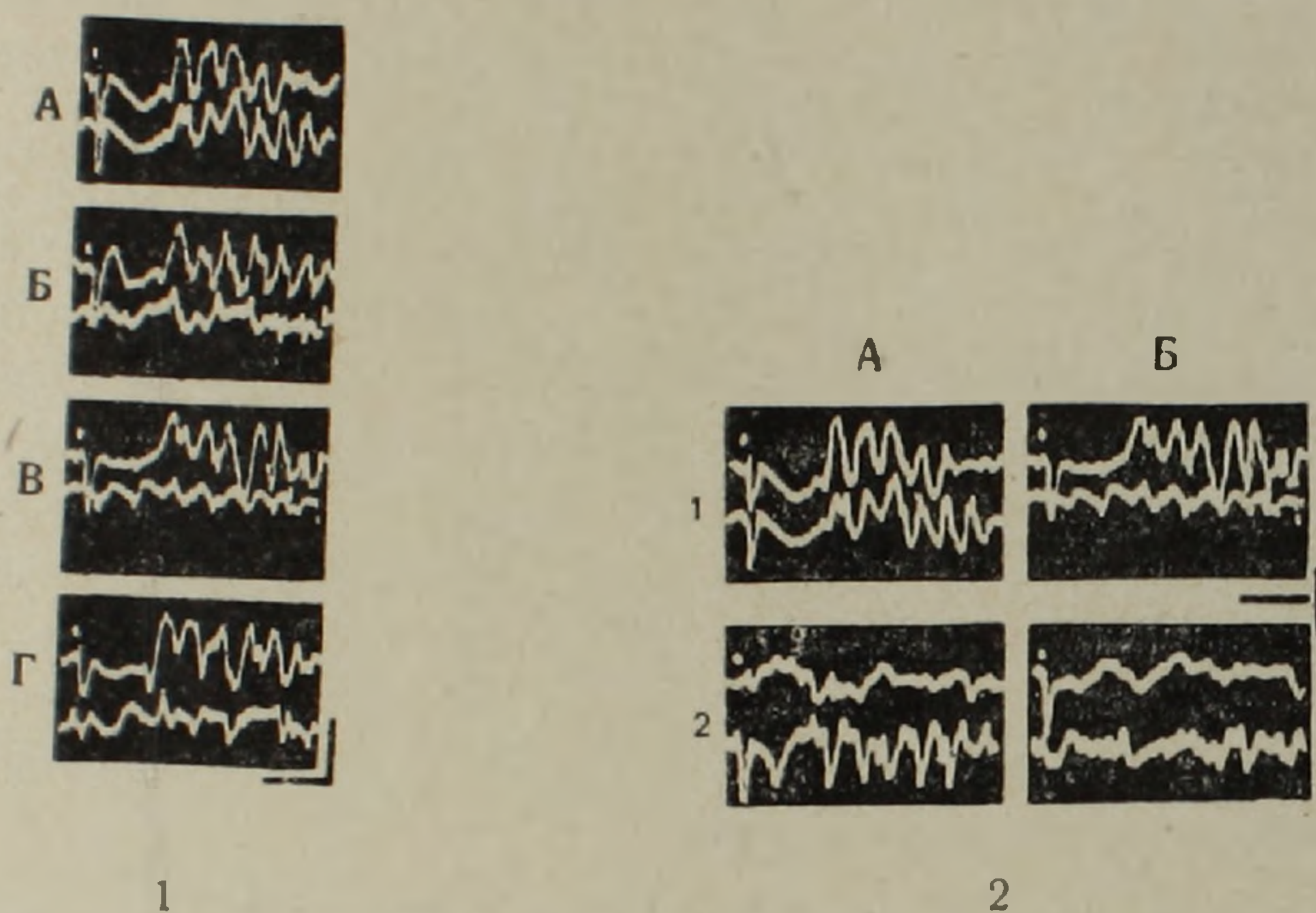


Рис. 1. Ответная реакция слуховой коры поверхностно наркотизированной (10 мг/кг) кошки на звуковой щелчок, действующей на оба уха (А), на одиночное раздражение (4 в, 0,3 мсек) внутреннего коленчатого тела (Б), слуховой радиации (В) и слуховой коры (Г). В каждой паре осциллограмм сверху регистрируется активность слуховой коры левой, а снизу — симметричного пункта правой гемисферы. Здесь и на последующих рисунках отклонение вверх — отрицательность; калибровка — 0,2 мв и 0,2 сек.

Рис. 2. Ответная реакция слуховой коры на звуковой щелчок (А) и раздражение зрительной радиации (Б, 4 в) до (1) и после (2) электролитической коагуляции внутреннего коленчатого тела. Подробности в тексте.

слуховой системы вызывает, наряду с ранним (первичным) ответом, хорошо выраженное ритмическое медленное последствие, причем оно при раздражении коры такого же характера, как в случае периферической стимуляции. Этот момент также имел известное значение для заключения о циркуляции импульсов по таламокортикальным кругам [11, 12]. В самом деле, если эти два образования соединены между собой замкнутыми кругами (кортикопетальное волокно, вставочные нейроны, кортикофугальное волокно), то активность по ним может провоцироваться при раздражении любого участка круга.

Наши данные о том, что раздражением слуховой радиации (т. е. участка афферентного пути за внутренним коленчатым телом) в соответствующей проекционной области коры вызывается такое же последствие, как и при раздражении внутреннего коленчатого тела или

адекватной стимуляции, как будто свидетельствуют в пользу непосредственного участия элементов коры в организации ее ритмического последствия. Однако это не так, ибо после электролитического повреждения внутреннего коленчатого тела раздражением радиации последствие в коре больше не возникает. Это хорошо видно на рис. 2. Сперва, до повреждения внутреннего коленчатого тела, зарегистрирована (1) ответная реакция слуховой области коры на звуковой щелчок (А) и на раздражение левой слуховой радиации (Б). В первом случае в обеих гемисферах возникают (как обычно) первичный ответ и ритмическое последствие. Во втором случае (Б) как первичный ответ, так и последующее ритмическое последствие возникают только в ипсилатеральной (левой) гемисфере (слабые колебания в кривой правой гемисферы—спонтанная нерегулярная активность коры). После многократной записи такой реакции слева электролитически почти полностью повреждается внутреннее коленчатое тело, и через 45 мин зарегистрирована реакция, которая представлена на нижних кривых (2). Хорошо видно (А), что на звуковой щелчок, действующий на оба уха, как первичный ответ, так и последствие возникают только в слуховой коре правого полушария. Это свидетельствует о том, что левое коленчатое тело было повреждено полностью—до коры импульсы не доходят. И вот в этих условиях раздражение левой слуховой радиации (Б), хотя и вызывает возникновение первичного ответа в своей коре, но последствия уже совершенно нет.

Таким образом, получается, что если слуховая афферентная система интактна, то раздражение радиации вызывает в коре (наряду с первичным ответом) ритмическое последствие, если же внутреннее коленчатое тело повреждено (выключено), то такое же раздражение радиации последствия не вызывает (получается только первичный ответ). Иными словами, кора сама на приход синхронных афферентных импульсов по естественному каналу не способна развивать характерную для адекватной стимуляции синхронизированную активность в виде регулярных ритмических волн последствия. Для этого она нуждается в связи с соответствующим таламическим передаточным ядром. При наличии такой связи во время раздражения слуховой радиации импульсы направляются не только к коре, но и к внутреннему коленчатому телу. Есть веские основания считать (см. обзоры и литературу 2, 7), что активация передаточных нейронов внутреннего коленчатого тела происходит не через кортикофугальные связи, а по кортикопетальным волокнам, т. е. антидромно. Затем разыгрывается хорошо известное ритмическое возвратное торможение через вставочные нейроны [8, 9], в результате чего в коре (благодаря распространению по кортикопетальным волокнам) возникает ряд регулярных волн. Как будто в коре также имеется возможность такого механизма генерации фазных потенциалов, но, как показывают наши данные, а также аналогичные опыты с реакцией усиления Морисона и Демпси [14], в случае поступления импульсов в кору по естественному афферентному каналу этот механизм, видимо, не срабатывает или не включается с такой же легкостью, как таламический.

Таким образом, при раздражении любого участка центрального афферентного пути интактного мозга, включая корковый его конец, возникающее ритмическое корковое последствие является результатом активации (орто- или антидромной) соответствующего таламического передаточного ядра. Как видно, только на этом уровне, но не выше и не ниже [3, 5, 7, 13], формируется возможность повторной ритмической активности, возникающей в ответ на периферическое раздражение.

К настоящему времени накопилось уже большое количество данных в пользу такого заключения; слишком много фактов, свидетельствующих о том, что на всем протяжении центральных образований афферентного пути только таламический уровень является местом формирования регулярной ритмической активности, возникающей как «спонтанно», так и в ответ на периферические раздражения. Хорошо уже известно, что в этой активности таламические структуры совершенно не нуждаются в соучастии проекционной коры, хотя не исключена возможность некоторой (еще недостаточно ясной) регулирующей роли последней. При одновременной регистрации активности разных участков внутреннего коленчатого тела и их проекционных корковых участков мы неоднократно наблюдали почти полную независимость ритмического последствия в таламическом ядре от его проекционной корковой области. Результаты одного из таких опытов представлены на рис. 3. В каждой

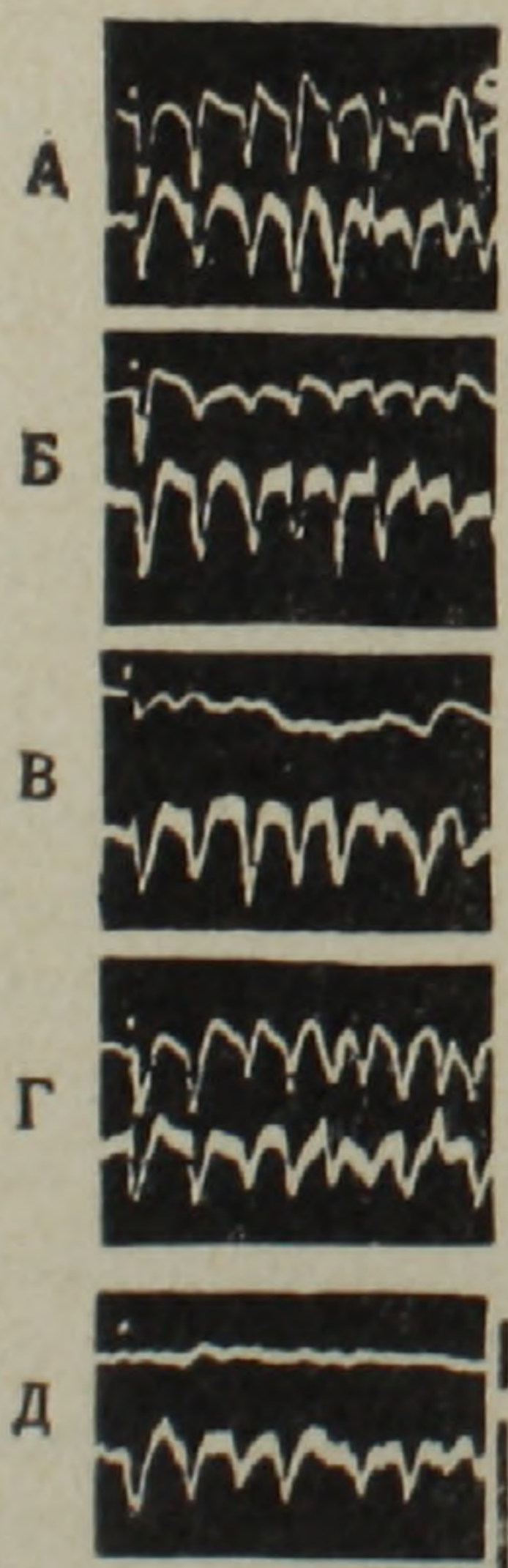


Рис. 3. Ответная активность слуховой коры (верхний луч) и внутреннего коленчатого тела до охлаждения (А), после частичного (Б) и полного (В) охлаждения, после отогревания (Г) и удаления (Д) ипсилатеральной слуховой коры. Активность внутреннего коленчатого тела регистрируется биполярно.

паре осциллограмм сверху регистрируется активность слуховой коры, а снизу—соответствующего участка внутреннего коленчатого тела. До охлаждения слуховой коры (А) хорошо видны совпадающие в обеих структурах ритмические потенциалы последствия. При некоторой степени охлаждения слуховой коры (Б), что видно по резкому уменьшению амплитуды волн коркового последствия, таламический разряд последствия не изменен по своему характеру, хотя амплитуда волн в какой-то степени увеличена. Может быть, некоторое возрастание амплитуды волн таламического последствия и свидетельствует о высвобождении таламического ритм-генерирующего механизма от тормозящего влияния проекционной области коры, или, может быть, кора в известный момент ухудшения ее состояния каким-то образом «заставляет» таламус посылать к ней более мощные залпы импульсов—это вопросы, заслуживающие дальнейшего подробного исследования. Здесь следует только отметить, что, как при данной степени охлаждения коры, так и при более значительном ее охлаждении (В), сильнее страдает ее последствие, чем первичный ответ, что, несомненно, обусловлено меньшей мощностью (или синхронизацией) импульсации из таламуса перед каждой волной коркового последствия, чем во время первичного ответа. В данном случае (В) последствие в коре пропадает полностью, тогда как в таламическом передаточном ядре оно продолжает возникать в таком же виде как до охлаждения. После отогревания (Г) и восстановления корковой активности удаляется полностью слуховая кора, но это совершенно не отражается на характере (pattern) последствия в таламическом ядре. Некоторое падение амплитуды связано с травмой и проходит через бо́льший промежуток времени после удаления коры.

Заключение. На обездвиженных миорелаксантом кошках интраперитонеальным введением малых доз нембутала создавался подходящий фон для вызова ритмического медленного последствия в слуховой коре в ответ на раздражение звуковыми щелчками. В этих условиях одиночное раздражение любого пункта центрального пути афферентной системы (внутреннее коленчатое тело, слуховая радиация, слуховая кора) также вызывает сходное последствие. После электролитического повреждения внутреннего коленчатого тела раздражение слуховой радиации больше не вызывает в соответствующей коре последствия, хотя первичный ответ продолжает возникать без изменения. Таким образом, при раздражении означенных выше структур последствие в коре развивалось благодаря вовлечению (видимо, антидромно) ритм-генерирующего механизма таламического релейного ядра. Этот таламический механизм при периферических раздражениях, как видно, оперирует без какого-либо участия проекционной области коры, так как ритмическое медленное последствие в релейном ядре продолжает генерироваться почти без изменения характера после охлаждения и удаления слуховой коры.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Балонов Л. Я. Последовательные образы. Л., 1971.
2. Гусельников В. И., Сунин А. Я. Ритмическая активность головного мозга. Изд. МГУ, 1968.
3. Изнак А. Ф. Макроэлектродный анализ ритма сонных веретен в подкорковых образованиях крысы. Автореферат канд. дисс., М., 1971.
4. Нарикашвили С. П., Каджая Д. В. и Тимченко А. С. Журнал высшей нервной деятельности, 1972 (в печати).
5. Adrian E. D. J. Physiol. (London), 100, 159—191, 1941.
6. Adrian E. D. J. Physiol. (London), 113, 9P—10P, 1951.
7. Andersen P. and Andersson S. A. Appleton—Century—Crofts., N. Y., 1968.
8. Andersen P. and Eccles J. Nature, 196, 645—647, 1962.
9. Andersen P. and Sears T. A. J. Physiol. (London), 173, 459—480, 1964.
10. Bremer F. et Bonnet V. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 2, 389—400, 1950.
11. Chang H. T. J. Neurophysiol., 13, 235—257, 1950.
12. Chang H. T. J. Neurophysiol., 14, 95—111, 1951.
13. Junge K. and Sveen O. Acta physiol. scand., 73, 23—31, 1968.
14. Morison R. S. and Dempsey E. W. Amer. J. Physiol., 138, 297—308, 1943.
15. Orbeli L. A. und Dittler R. Pflügers Arch. ges. Physiol., 132, 600—606, 1910.