

Н. Н. ЛЮБИМОВ, Л. С. ГАМБАРЯН, В. Ф. ФОКИН, Б. Х. БАЗИЯН

ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ ПЕРЕДНЕГО ДВУХОЛМИЯ КОШКИ В ОТВЕТ НА СВЕТОВУЮ И ЭЛЕКТРИЧЕСКУЮ РИТМИЧЕСКУЮ СТИМУЛЯЦИЮ

На кошках под нембуталовым наркозом с удаленной и интактной зрительной корой исследованы амплитудно-частотные характеристики первых трех компонентов вызванного потенциала переднего двухолмия при монокулярном освещении контралатерального глаза короткими световыми вспышками в условиях темновой и световой адаптации и электрическом раздражении ипсилатерального зрительного тракта.

При изучении процессов переработки информации и функциональных свойств нервного центра в современной электрофизиологии широко исследуются такие динамические характеристики, как циклы восстановления, амплитудно-частотные характеристики, коэффициент «вработывания», критическая частота слияния мельканий и др. На переднем двухолмии млекопитающих лучше изучены циклы восстановления вызванных потенциалов (ВП) [3, 10 и др.]. Динамические характеристики световых ВП на кошке практически не исследованы. Настоящая статья посвящена их изучению. Основное внимание уделяется описанию амплитудно-частотных характеристик. Эти характеристики лучше изучены в сетчатке [4, 5, 8, 9]. Предполагается, что сопоставление аналогичных характеристик сетчатки и переднего двухолмия, а также исследование влияния корковых афферентов на амплитудно-частотные характеристики двухолмия дадут возможность яснее представить процессы переработки информации в переднем двухолмии.

Методика. Опыты проводили на 29 кошках весом 2,5—4 кг, наркотизированных нембуталом (36 мг/кг). После помещения кошки в стереотаксический аппарат глаз подшивали к металлическому полукольцу, зрачок расширяли атропином. Активный электрод из проволоки диаметром 30—40 мк в стеклянной изоляции подводили к переднему двухолмию кошки по координатам стереотаксического атласа Джаспера и Аймон-Марсана [7].

Положение кончика электрода контролировали при локальной коагуляции мозга и последующей гистологической обработке срезов мозга по Ниссию. Индифферентный электрод укрепляли на коже головы.

Фотостимуляцию производили при тотальном освещении глаза, контралатерального по отношению к исследуемому холму; применяли короткие (0,1 мсек) яркие вспышки (энергия вспышки 0,6 дж) в условиях темновой и световой адаптации (величина освещенности при световой адаптации — 20 лк на уровне роговицы). Использовали ритмическую стимуляцию. Электрическое раздражение ипсилатерального двухолмия зрительного тракта производили импульсами (длительность 0,2 мсек, напряжение 6—10 в), которые подавались на раздражающий биполярный электрод от стимулятора «Диза». Каждое раздражение представляло собой одиночный импульс.

После того, как заканчивали программу эксперимента над животным с интактной корой, электроды вынимали из мозга, зрительную кору удаляли хирургическим путем, и электроды вводили по тем же координатам в исследуемые точки переднего двухолмия.

Биопотенциалы регистрировали с помощью усилителя УБП—02 с катодным повторителем на входе и осциллографа С1—18, с экрана которого фотографировали наложенные друг на друга ВП. Постоянная времени усилителя—0,1—1 сек.

Результаты. ВП переднего двухолмия кошки под нембуталовым наркозом состоит в основном из трех компонентов: негативного— A_0 , негативного— A_1 и позитивного— A_2 . Такая полярность компонентов бывает при регистрации от поверхности переднего двухолмия. При погружении электрода A_1 и A_2 инвертируются на уровне поверхностного серого слоя, а A_0 не инвертируется. Это, по-видимому, пресинаптический компонент ВП [10].

В предыдущих исследованиях [1] было установлено, что при световой стимуляции динамические характеристики всех компонентов у неинвертированных и инвертированных ВП сходны. Поэтому мы рассмотрим при световой стимуляции ВП, зарегистрированные после инверсии.

При переходе от темновой адаптации к световой все компоненты ВП уменьшаются одинаково в 1,1—2,6 раза. В трех случаях амплитуда ВП была несколько большей при световой адаптации, чем при темновой. Временные параметры ВП при темновой адаптации следующие: латентный период—20—25 мсек; время от начала стимуляции до пика A_0 —30—35 мсек (T_0), время до пика A_1 —40—50 мсек (T_1), до пика A_2 —55—70 мсек (T_2). При световой адаптации, по сравнению с темновой, временные параметры изменяются незначительно.

Если за вторым стимулом следует третий, четвертый и т. д., то начиная с некоторого момента основные параметры ВП стабилизируются. Нами исследовались амплитудные и временные параметры такого стабильного ответа в зависимости от частоты стимуляции. Амплитудно-частотные характеристики различных компонентов ВП переднего двухолмия представлены на рис. 1. Характер изменения амплитуд компонентов как при темновой, так и при световой адаптации одинаков. Амплитудно-частотные характеристики каждого компонента приближенно описываются логарифмическими кривыми.

Латентный период и T_0 , T_1 , T_2 почти не изменяются при частотах ниже 10 гц, при частотах выше 10 гц латентный период и значения T_0 , T_1 , T_2 несколько возрастают.

В пяти случаях при увеличении частоты с 8 гц при световой адаптации и 10 гц темновой амплитуда ВП увеличивается (рис. 1, показано для компонента A_1). По-видимому, при этом амплитудно-частотная характеристика изменяется за счет влияний, поступающих сюда из ретикулярной формации среднего мозга [2].

При ритмическом электрическом раздражении зрительного тракта амплитуда ВП (компонент A_1) до инверсии монотонно убывает с увеличением частоты раздражения, в отличие от ВП, регистрируемого после

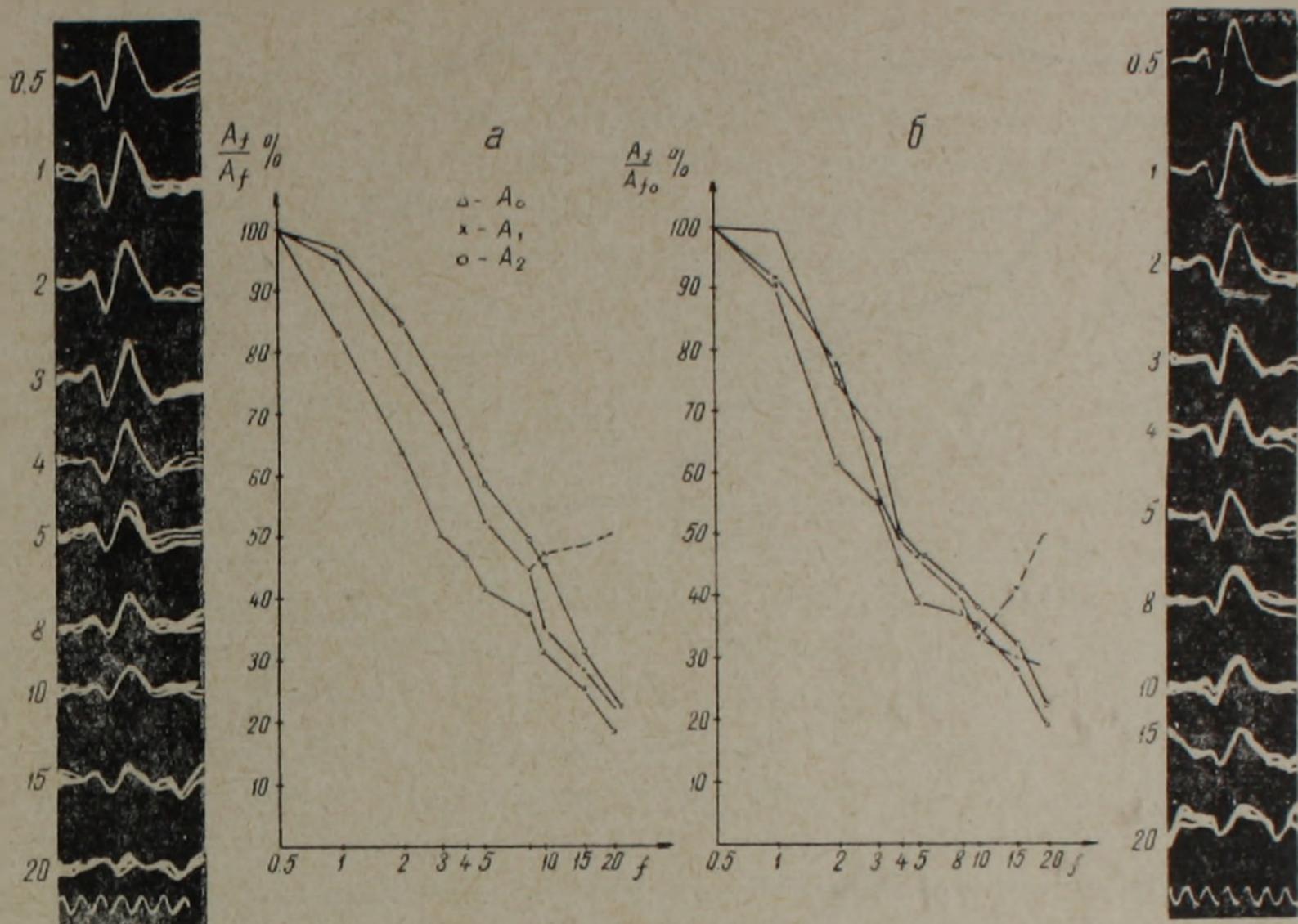


Рис. 1. Изменение амплитуды компонентов ВП переднего двуххолмия при ритмической стимуляции: а—световая адаптация; б—темновая адаптация. По оси ординат—отношение амплитуды компонентов ВП при определенном ритме стимуляции к амплитуде соответствующих компонентов при одиночном раздражении. A_f и A_{f_0} — амплитуды соответствующих компонентов при текущей частоте и одиночном раздражении соответственно. По оси абсцисс—частота стимуляции, гц в логарифмическом (по основанию 2) масштабе. По обе стороны от графиков — осциллограммы ответов на мелькающий свет; точки над кривыми — отметки раздражения; цифры слева — частота стимуляции, гц. Суперпозиция от 5—8 пробегов луча. Отклонение вверх—негативность.

инверсии. В этом случае амплитуда ВП остается без изменения вплоть до частоты $f=32$ гц (рис. 2, а).

Удаление ипсилатеральной зрительной коры действует только на характеристику ВП, регистрируемого до инверсии. При этом его амплитудно-частотная характеристика приближается к таковой после инверсии (рис. 2, б).

Компонент A_2 при ритмическом электрическом раздражении изменяется также, как и A_1 .

В случае световой стимуляции различий между характеристиками ВП при интактной и удаленной зрительной коре выявить не удалось.

Обсуждение. Чтобы понять динамику изменения ВП переднего двуххолмия, необходимо сопоставить ее с активностью ганглиозных клеток сетчатки—предшествующего звена зрительного анализатора. Число импульсов в ответе отдельных ганглиозных клеток сетчатки [4] и амплитуда ВП переднего двуххолмия уменьшаются при увеличении частоты све-

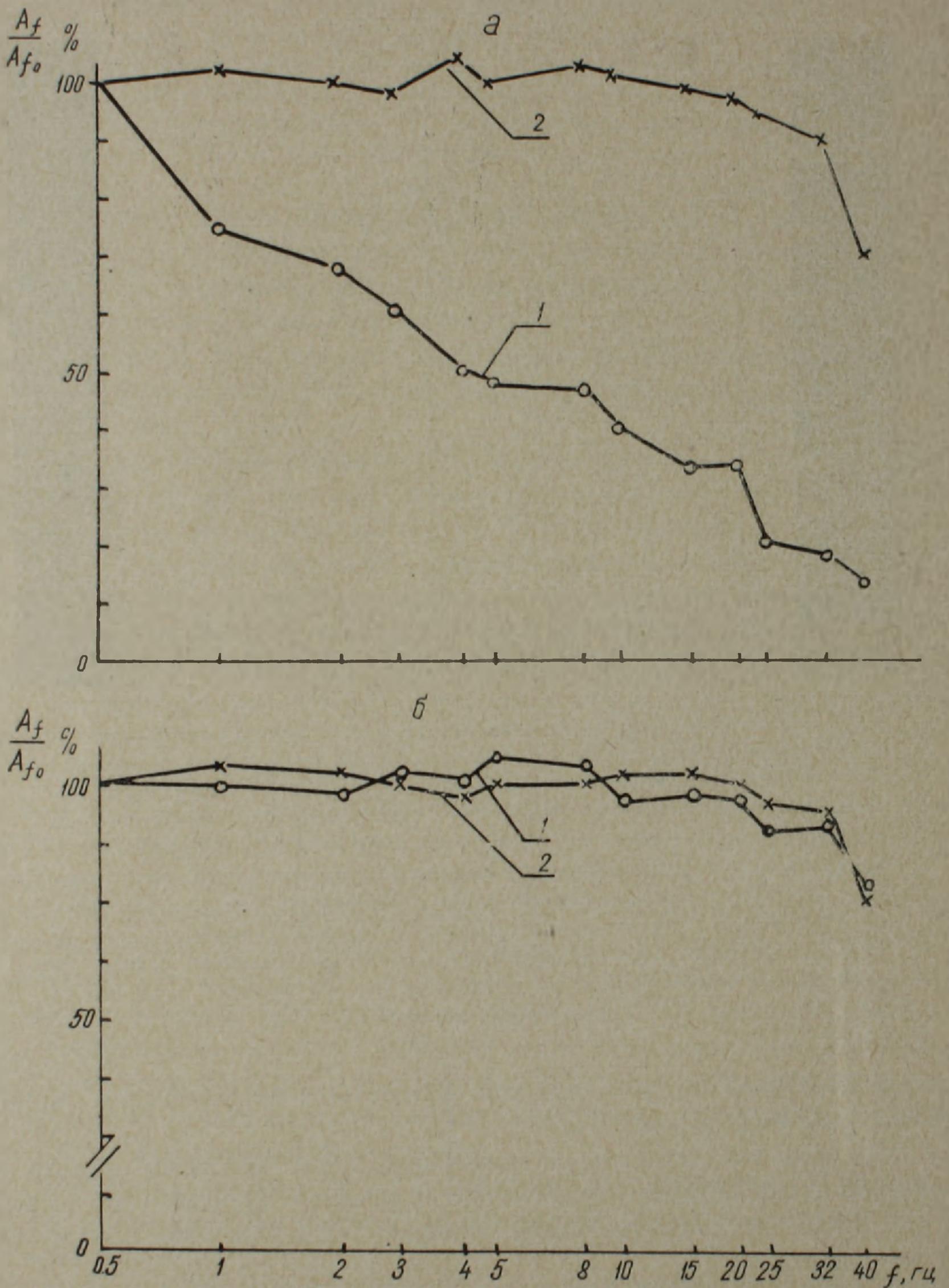


Рис. 2. Зависимость амплитуды ВП от частоты электрического раздражения (для компонента A_1): а—при интактной зрительной коре, б—при удаленной зрительной коре. Кривые 1 и 2—для ВП, зарегистрированных до и после инверсии соответственно. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

товых раздражений. Более подробно процессы трансформации импульсной активности ганглиозных клеток в ВП переднего двухолмия не исследованы.

Анализ активности сетчатки и переднего двуххолмия позволяет выделить, по крайней мере, два фактора, определяющих амплитуду ВП переднего двуххолмия.

Время, в течение которого приходящие импульсы могут вызвать возрастание переднего фронта ВП, равно интервалу между началом стимуляции и пиком рассматриваемого ВП за вычетом времени, необходимого для прихода импульсов в переднее двуххолмие. Для A_1 это время равно 20—30 мсек, т. е. импульсы, приходящие в сравнительно небольшой промежуток времени, вызывают A_1 . Как показали наши предыдущие исследования [5], ответ ганглиозной клетки на вспышку света неоднороден и состоит из чередующихся периодов торможения и активности. При применении ритмической стимуляции первый период активности наиболее устойчив как по числу импульсов, так и по импульсному рисунку, т. е. число импульсов и импульсный рисунок этого периода практически не изменяются в диапазоне низких и средних частот, приблизительно до 10—15 гц. Интервал от начала вспышки до конца первого периода активности составляет не менее 60—80 мсек. Как видим, изменение числа импульсов в ответе ганглиозной клетки может быть решающим для изменения амплитуды ВП переднего двуххолмия только начиная с частот раздражения выше 10 гц.

Другим фактором, определяющим амплитуду ВП, является, по-видимому, возрастание средней частоты разряда ганглиозной клетки с увеличением частоты стимуляции. Как было показано в работе Кёртиса и Экклса [6], при ритмическом раздражении током пресинаптических волокон амплитуда отдельных ВПСП, генерируемых моносинаптически в мотонейронах, снижается начиная с частоты 50 гц. Авторы связывают это с уменьшением количества медиатора, высвобождаемого в пресинаптических окончаниях в ответ на каждый импульс. Средняя частота разряда ганглиозных клеток при ритмической стимуляции в диапазоне 1—16 гц изменяется в пределах 20—120 имп/сек. Можно предположить, что импульсация, поступающая к клеткам переднего двуххолмия в течение всего интервала времени между стимулами, может определять амплитуду ВП, влияя на количество медиатора, выделяемого в пресинаптических окончаниях аксонов ганглиозных клеток в ответ на каждый поступающий импульс.

Предположение о регулирующей роли средней частоты разряда ганглиозных клеток сетчатки позволяет понять многие свойства динамических характеристик переднего двуххолмия. Так, например, тот факт, что амплитуда всех компонентов ВП мало меняется при частотах 0,5 и 1 гц, объясняется относительным постоянством средней частоты разряда на этих частотах [8].

Другой интересной особенностью динамических характеристик переднего двуххолмия является сходство их для всех компонентов ВП.

В настоящее время генез отдельных компонентов ВП переднего двуххолмия неизвестен, но можно утверждать, что A_0 генерируется другими клетками, отличными от клеток генерирующих A_1 и A_2 . Если предполо-

жить, что мембраны нейронов переднего двухолмия одинаково чувствительны к приходящим импульсам, то это можно было бы объяснить либо тем, что аксоны ганглиозных клеток, подходящие к разным структурам переднего двухолмия, имеют одинаковые динамические характеристики, либо тем, что аксоны ганглиозных клеток с разными динамическими характеристиками дают коллатерали к структурам, генерирующим три компонента ВП переднего двухолмия. При этом можно указать, что большинство ганглиозных клеток сетчатки должно иметь максимум средней частоты разряда, лежащий выше 10 гц, так как в противном случае нарушалось бы соотношение между динамическими характеристиками ганглиозных клеток сетчатки и ВП переднего двухолмия.

При световой стимуляции импульсация, поступающая от зрительной коры к нейронам переднего двухолмия, прямо не влияет на амплитудно-частотную характеристику ВП двухолмия. Это, по-видимому, происходит из-за того, что нейроны коры, получающие от сетчатки растянутые во времени серии импульсов, посылают к двухолмию недостаточно синхронизированные импульсные залпы.

Однако корковые влияния достаточно заметны при сопоставлении амплитудно-частотных характеристик до и после инверсии в случае электрической стимуляции.

В одной из работ [1] нами была выдвинута гипотеза, что в генерации ВП до и после инверсии участвуют одни и те же клетки, у которых диполи имеют преимущественно вертикальную ориентацию. При этом ВП до инверсии отражает постсинаптические потенциалы на дендритах этих нейронов, тогда как ВП после инверсии — постсинаптические потенциалы сомы.

При электрическом раздражении одиночный синхронизированный во времени импульс поступает по аксонам ганглиозных клеток к соме и дендритам вертикально ориентированных нейронов двухолмия. Но если на уровне сомы амплитудно-частотная характеристика определяется только этим импульсом, то на уровне дендритов она определяется, кроме того, поступающей фоновой импульсацией из коры, которая изменяет уровень мембранного потенциала дендритов. Тем самым создаются разные условия для воспроизведения частотной стимуляции на уровне дендритов и сомы вертикально ориентированных нейронов. При прекращении же фоновой импульсации, идущей из коры, например, вследствие удаления зрительной коры, амплитудно-частотные характеристики до и после инверсии становятся сходными. Исходя из этого, можно предположить, что афференты переднего двухолмия, идущие от коры, оканчиваются главным образом на дендритах нейронов с вертикально ориентированными диполями.

Институт мозга

АМН СССР,

Институт экспериментальной биологии

АН АрмССР

Поступило 19.XII 1972 г.

Ն. Ն. ԼՅՈՒՐԻՄՈՎ, Լ. Ս. ՂԱՄՐԱՐՅԱՆ, Վ. Ֆ. ՖՈԿԻՆ, Բ. Խ. ԲԱԶԻՅԱՆ

ԱՌԱՋՆԱՅԻՆ ԵՐԿԹՄԵԻԿԻ ՊԱՏԱՍԽԱՆՆԵՐԸ ԼՈՒՍԱՅԻՆ ԵՎ
ԷԼԵԿՏՐԱԿԱՆ ՌԵՔՄԵԻԿ ԳՐԳՌՄԱՆ ԳԵՊՔՈՒՄ ԿԱՏՈՒՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Նեմբուտայի նարկոզի տակ գտնվող և տեսողական կեղևը հեռացված ու ինտակտ կատունների վրա ուսումնասիրվել են առաջնային երկթմբիկի պատասխան սրտենցիալների առաջին երեք կոմպոնենտների ամպլիտուդային-հաճախականային բնութագրերը՝ կոնտրալատերալ աչքի մոնոկուլյար կարճ լուսային բռնկումների լուսավորման և իպսիլատերալ տեսողական տրակտի էլեկտրական գրգռման դեպքում, լույսի և մթության ադապտացիայի պայմաններում: Լուսային ադապտացիայի դեպքում (20 լյուքս) ի տարբերություն մթայինի, առաջնային երկբլրակի պատասխանների բոլոր բաղադրիչների ամպլիտուդաները, որպես օրենք, փոքրանում են 1,1—2,6 անգամ, շնայած որոշ դեպքերում նկատվում է հակառակ կախվածություն: Պատասխանների բոլոր 3 բաղադրիչների ամպլիտուդային-հաճախականային բնութագրերը լուսային և մթային ադապտացիայի դեպքում սկզբունքորեն նույնն են, միայն տարբերվում են քանակապես: Այս բնութագրերը լուսային գրգռման ժամանակ հեռացված և ինտակտ կեղևով կենդանիների մոտ նույնն են: Էլեկտրական գրգռման դեպքում համակողմ տեսողական տրակտի պատասխանների ամպլիտուդային-հաճախականային բնութագրերը, որոնք գրանցվել են շրջադարձից առաջ հեռացված և ինտակտ կեղևով կենդանիների մոտ, իհիստ տարբերվում են մեկը մյուսից: Նույն կենդանիների մոտ շրջադարձից հետո ստացված բոլոր բնութագրերը իրար նման են: Այս դեպքում պատասխան սրտենցիալի ամպլիտուդայի փոքրացումը սկսվում է 32 հերցից:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Базиян Б. Х., Фокин В. Ф. Динамические характеристики вызванных потенциалов переднего двуххолмия кошки, Нейрофизиология, 1973, (в печати).
2. Копылов А. Г. Вестник ЛГУ, серия биол., 3, 178, 1964.
3. Туров А. Ф. Сб. Механизмы нервной деятельности. Наука, 1969.
4. Фокин В. Ф. Организация и динамические свойства структурно-функциональных единиц сетчатки кошки, Автореф. канд. дисс., М., 1970.
5. Фокин В. Ф., Фокин Б. А. Журн. высш. нервн. деят., 19, 661—670, 1969.
6. Gurtis D. R., Eccles J. C. J. Physiol. (L.), 150, 374—398, 1960.
7. Jasper H. H. a. Ajmone-Marsan C. Nat. Research Council of Canada, Ottawa, 1954.
8. Maffei J. a. Poppele R. E. J. Neurophysiol. 30. 993—999, 1967.
9. Melkonian D. S. In: Advances in electrophysiology and—pathology of the visual system (6. ISCEG Symposium). VEB Georg. Thieme, Leipzig, 203—211, 1968.
10. Sefton A. J. Vision Res., 9, 207—222, 1969.