

С. П. НАРИКАШВИЛИ, А. С. ТИМЧЕНКО, Д. В. КАДЖАЯ

К ВЗАИМОДЕЙСТВИЮ «ВЕРЕТЕН» РАЗНЫХ ОБЛАСТЕЙ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Благодаря ряду работ [1, 3, 4, 7, 11, 13] сейчас уже мало кто сомневается в том, что та форма ритмической активности головного мозга, которая известна как «веретено» (spindle) и возникает в коре (как спонтанно, так и в ответ на раздражение разных структур мозга или периферических сенсорных образований), обусловлена характерной активностью нейронов таламических ядер. Вместе с тем, вопреки старым представлениям о важном или решающем значении таламических неспецифических ядер в генерации этой формы корковой ритмической активности, в последнее время [2, 6, 8, 12, 13] убедительно была показана независимость определенных форм корковых «веретен» от таламических неспецифических образований. Было показано, что каждая малая группа нейронов в пределах одного специфического ядра способна генерировать «веретено» независимо от остальных групп нейронов и от других (в том числе неспецифических) ядер таламуса. В одной из наших предыдущих работ [9] нам не удалось обнаружить какого-либо влияния раздражения ряда таламических ядер, относящихся к неспецифическим структурам, на «веретена» в специфических проекционных зонах коры, возникавших как спонтанно, так и в ответ на периферические раздражения, хотя в отношении периферически вызванных ответов определенное влияние неспецифического таламуса нами было установлено ранее [5, 10].

В данной работе мы попытались установить, имеется ли определенное взаимодействие (зависимость) между «веретенами», возникающими в разных участках коры (в специфических и неспецифических проекциях) как спонтанно, так и при раздражении самой коры.

Вначале опыты велись на животных с интактным мозгом, а затем после повреждения у них таламических ядер.

Материал и методика. Опыты проводились на поверхностно наркотизированных (нембутал—15 мг/кг) кошках. Операция обнажения дорзальной поверхности головного мозга (с одной или обеих сторон) производилась под эфирным наркозом. После прекращения операции и подачи эфира интравенозным введением тубокурарина животные иммобилизовывались и переводились на искусственное дыхание. Край ран инфильтрировались раствором новокаина. Интраперитонеальное введение нембутала производилось через 2 час. после прекращения дачи эфира, и начинался опыт. Потенциалы от поверхности обнаженного мозга отводились монополярно (индифферентный электрод в кости над лобной пазухой). Регистрировались веретена, возникающие как спонтанно, так и на электрическое раздражение (5—7 в, 0,1 мсек) разных областей коры, главным образом передней эктосильвиевой (слуховой) и средней супрасильвиевой (ассоциативной) извилин; кора раздражалась через биполярные электроды с межполюсным рас-

стоянием в 2 мм, отстоящие от регистрирующих электродов на 3 мм. Регистрировались также веретена, возникающие на периферическое (звуковое) раздражение. Повреждения таламических структур производились электролитически (3 мА в течение 50 сек); объем и локализация повреждения после фиксации материала определялись на срезах.

Результаты и обсуждение. Взаимодействие веретен, возникающих в разных областях коры интактного головного мозга в ответ на ее одиночное раздражение.

При поверхностном нембуталовом наркозе (15 мг/кг), когда в разных областях коры спонтанные веретена возникают более или менее обособленно, одиночное раздражение коры в известных условиях вызывает возникновение веретен в данной области. Один из таких случаев приводится на рис. 1. На осциллограмме А представлена спонтанная ак-

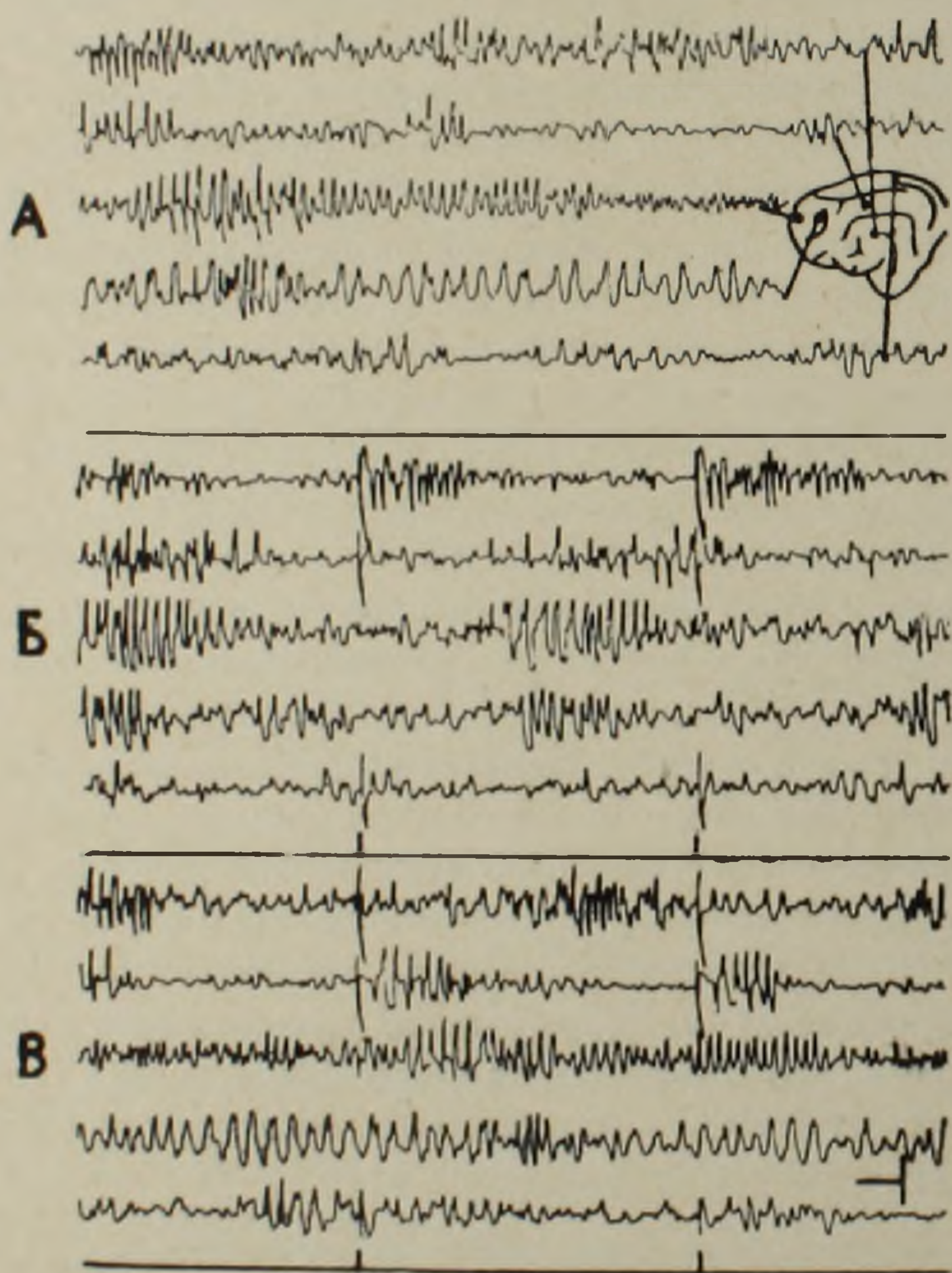


Рис. 1. Особенности возникновения корковых веретен (последствия) при одиночном электрическом раздражении разных областей коры. На всех осциллограммах сверху вниз регистрируются потенциалы (согласно обозначениям на схеме мозга): передней эктосильвиевой извилины, переднего участка средней супрасильвиевой извилины (ПСС), передней крестовидной извилины, задней крестовидной извилины, средней краевой извилины одной гемисферы. А—спонтанная активность; одиночным ударом (7 в, 0,1 мсек) раздражается слуховая кора (Б) или ПСС (В). Калибровка здесь и на последующих рисунках времени—0,5 сек, амплитуды—0,5 мв.

тивность разных участков коры одной гемисферы. Хорошо видно, что на фоне нерегулярных медленных волн разной амплитуды временами возникают не одинаково хорошо выраженные веретена, в большинстве случаев не совпадающие друг с другом во времени. На этом фоне производится одиночное раздражение передней части эктосильвиевой извилины (осциллограмма Б). Хорошо видно, что после артефакта раздражения и непосредственного ответа вспышки веретена в виде последействия (8) возникают только в слуховой коре. В некоторых других, не очень отдаленных участках коры отмечается только артефакт. В случае такого же раздражения так называемой ассоциативной области—переднего участка средней супрасильвиевой извилины (ПСС)—последействие (т. е. вспышка веретен) возникает также только в раздражаемой области (осциллограмма В). Таким образом, в этих опытах установлено обособленное возникновение веретен (в виде последействия) только в раздражаемых областях коры.

Этот момент представлял собой благоприятное условие для изучения взаимовлияния веретен, возникающих обособленно в разных участках коры. На рис. 2 представлены характерные данные, получаемые при парных раздражениях одних и тех же и разных областей коры. Хорошо видно, что при известном интервале между двумя раздражениями коры блок тестируемого веретена наступает только в том случае, когда оба одиночных раздражения наносятся по одной и той же области коры (С+С или А+А). Когда же сочетаются раздражения разных областей коры (С+А или А+С), то вызванные ими веретена совершенно не изменяются ни при каких интервалах между стимулами.

То же самое наблюдается при сочетании веретен, возникающих в означенных двух областях коры (ассоциативной и сенсорной) в ответ на непосредственное электрическое и на периферическое (сенсорное) одиночные раздражения. Так, на рис. 3 на верхних осциллограммах представлены эффекты одиночного раздражения звуковым щелчком (З) и электрическим ударом по ассоциативной коре (К). Хорошо видно, что в первом случае веретено (в виде последействия) возникает в слуховой коре, а во втором случае в ПСС. Затем эти два одиночных раздражения сочетаются при известных интервалах времени между ними, используя в качестве тестируемого ответа эффект то звукового щелчка (К+З), то электрического раздражения ПСС (З+К). Как в одном, так и в другом случае тестируемые вызванные веретена так же, как и в предыдущем случае, совершенно не меняются, что свидетельствует о независимой их генерации.

Значение повреждения таламических специфических и неспецифических ядер в генерации веретен.

Как уже отмечалось, согласно данным последнего времени, генерацию веретен уже не связывают с активностью неспецифических ядер. Считают, что веретена в каждой области обусловлены активностью нейронов соответствующих передаточных (специфических) ядер. Неспецифическим ядрам приписывается неопределенное направляющее (ре-

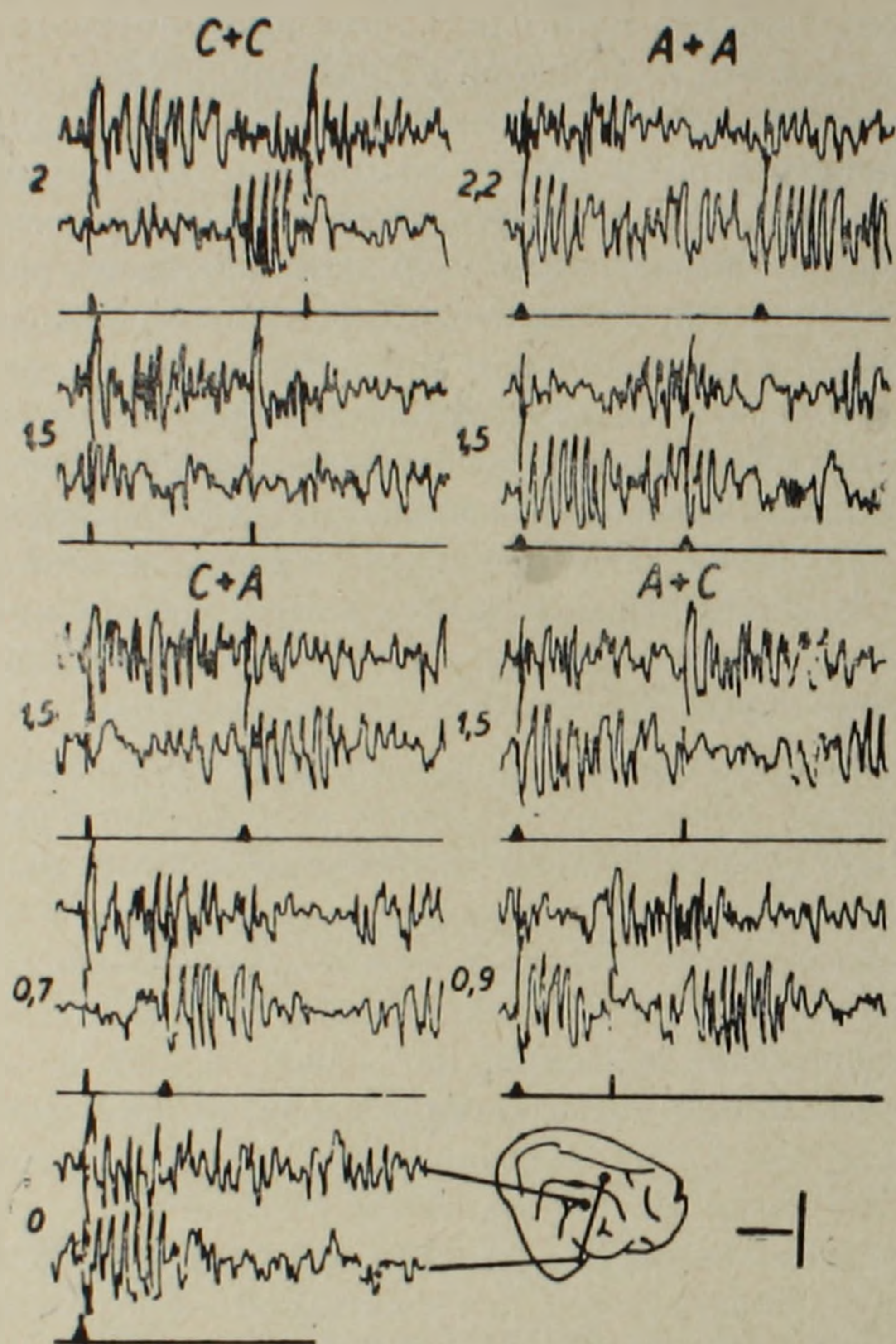


Рис. 2. Отсутствие взаимодействия корковых веретен, вызванных одиночным электрическим раздражением (5 в, 0,1 мсек) разных областей коры. C+C=эффекты парного раздражения слуховой коры; A+A=эффекты парного раздражения ПСС; C+A и A+C=эффекты парного раздражения, когда тестируемым бывает веретено, возникающее то в ПСС (C+A), то в слуховой коре (A+C). Цифры слева указывают интервалы между парными раздражениями в секундах.

гулирующее) эту активность влияние. В предыдущей работе [8], испытывая эффект раздражения разных неспецифических ядер таламуса, нам не удалось выявить какого-либо четкого влияния на локальные веретена, обусловленные активностью таламических передаточных (специфических) ядер. В данной работе путем повреждения соответствующих ядер мы попытались выяснить значение неспецифических импульсов для генерации локальных корковых веретен. С этой целью регистрировались вызванные звуковым щелчком веретена до и после повреждения неспецифических структур. В данном случае повреждалось вентральное переднее ядро (VA), которое, как известно, считалось одной из наиболее вероятных конечных структур, передающих импульсы из неспецифиче-

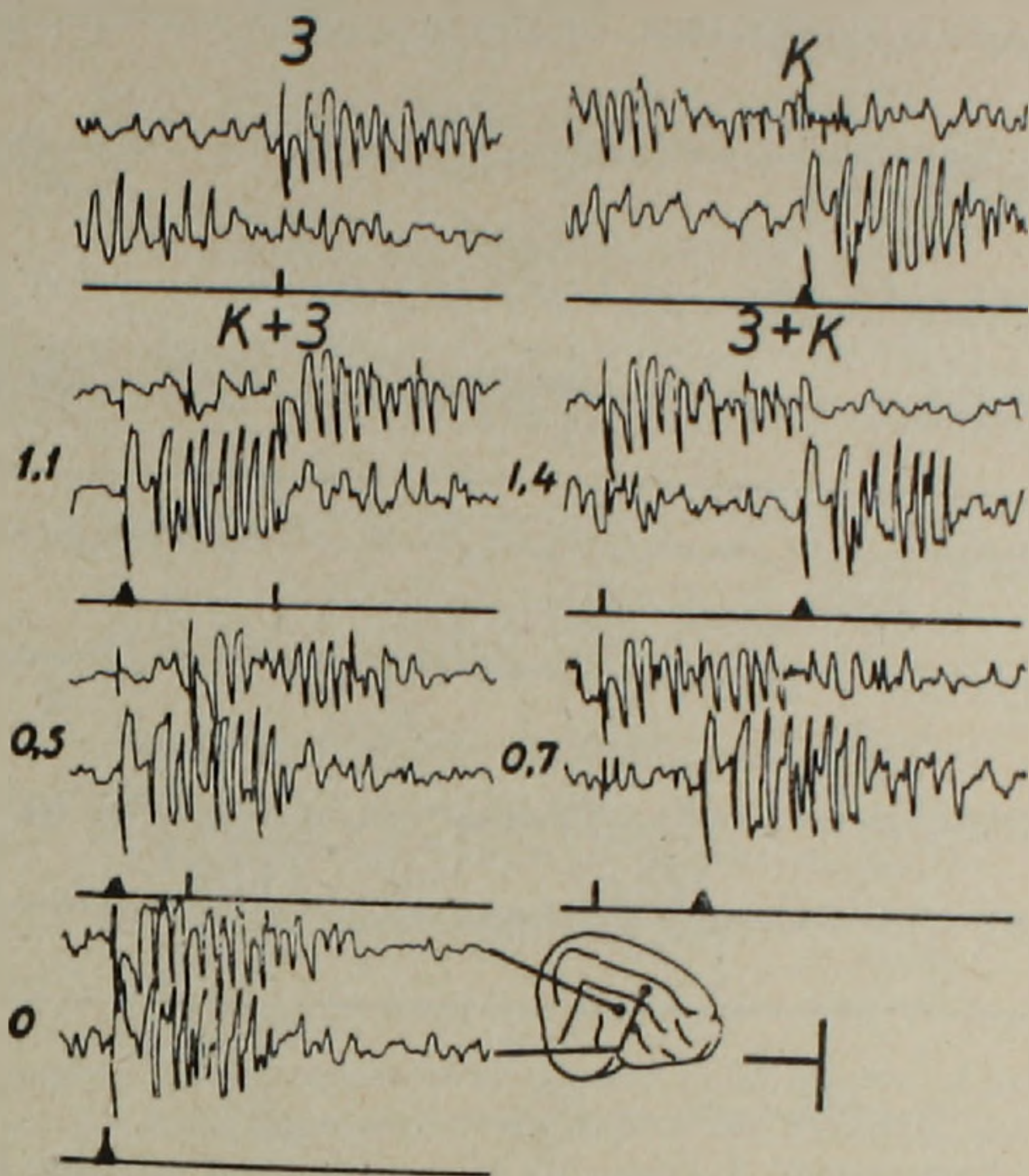


Рис. 3. Отсутствие взаимодействия между корковыми веретенами, вызванных периферическим (сенсорным) и электрическим раздражением коры. В каждой осциллограмме, как и в предыдущем случае, регистрируются потенциалы передней эктосильвиевой извилины и ПСС. З—одиночное раздражение звуковым толчком; К—одиночное электрическое раздражение ПСС; ниже—эффекты сочетания однозначных раздражений (парных) то в одной, то в обратной последовательности: К+З—сперва электрическое раздражение ПСС, а затем звуковое; З+К—при обратном сочетании. Слева цифры обозначают интервал между раздражениями в секундах.

ского таламуса в кору. Результаты одного из таких опытов представлены на рис. 4. Регистрируется активность слуховой и ассоциативной (ПСС) коры обеих гемисфер. В обеих слуховых областях коры в ответ на щелчок возникают вспышки веретен (последствие) до повреждения ВА слева (А). Они почти совершенно не меняются после его повреждения (Б). Единственное изменение после повреждения ВА заключается в том, что на поврежденной (левой) стороне вспышки веретен в ПСС полностью исчезают, сохраняясь неизменными в правой гемисфере.

Таким образом, отсутствие важного (как считали) пункта передачи неспецифических импульсов в кору никакого влияния не оказывает на веретена, возникающие в сенсорной (в данном случае в слуховой) коре. Однако разрушение данного ядра устраняет полностью возможность возникновения веретен в ассоциативной (ПСС) коре.

В этих же условиях производилось повреждение во внутреннем коленчатом теле. О полном или частичном повреждении ядра во время опытов судили по особенностям изменений первичного ответа (ПО) слуховой коры. На рис. 5 представлены результаты одного из таких опытов.

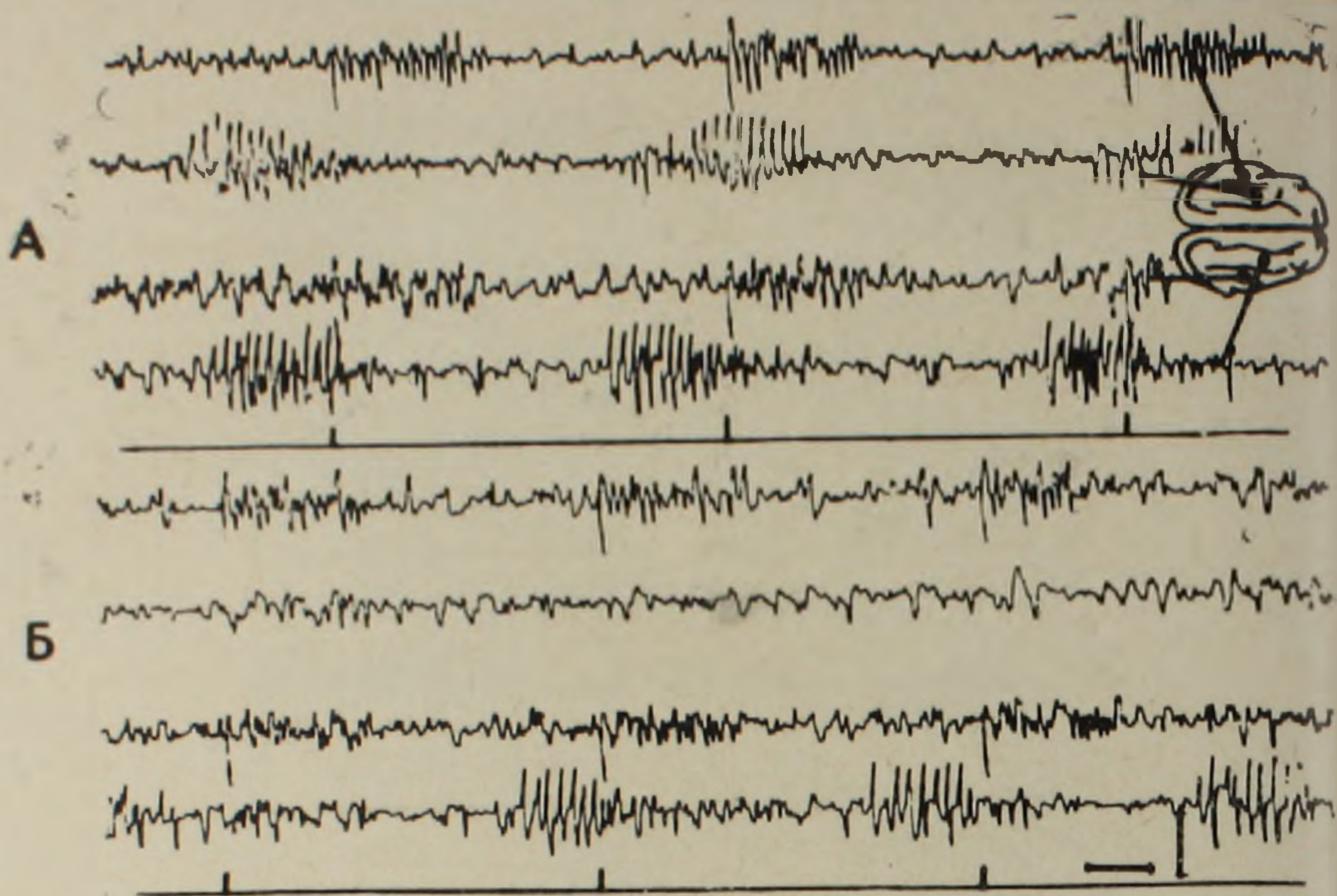


Рис. 4. Влияние повреждения таламического вентрального переднего ядра на вызванные звуковым щелчком веретена (последействие) в слуховой коре. А—до повреждения, Б—через 0,5 час. после электролитического повреждения вентрального переднего ядра таламуса (VA).

Хорошо видно, что после частичного повреждения внутреннего коленчатого тела (осциллограмма Б) на звуковой щелчок в слуховой коре возникает главным образом только ПО. При полном же повреждении ядра (осциллограмма В) одновременно с пропаданием веретен и ПО значительно снижается фоновая активность не только в слуховой коре, но и в ассоциативной (хорошо видно в интервалах между вспышками веретен).

Раздражением коры интактного мозга многие получали, вслед за ПО, возникновение ритмического последействия. Одни считали, что при раздражении коры происходит возбуждение кортикофугальных волокон, которые в свою очередь возбуждают таламо-кортикальные волокна, и затем, допуская возможность реверберации, таламо-кортикальная циркуляция повторяется несколько раз [14]. Другие [13] на соответствующих опытах убедились, что при раздражении коры происходит антидромное возбуждение таламо-кортикальных волокон, через коллатерали которых (так же, как и при ортодромной их активации) осуществляется возвратное торможение передаточных клеток таламуса. Иначе говоря, в любых условиях поступления импульсов к коллатералям аксонов таламических передаточных клеток в них разыгрывается хорошо известное явление ритмического возвратного торможения, что обуславливает возникновение в коре вспышки веретена [8]. Принимая во внимание эти данные, легко понятными становятся полученные нами данные, в частности тот факт, что при раздражении определенной области коры веретено возникает только в данной же области, и оно не влияет на такую же активность, протекающую в другой области коры.

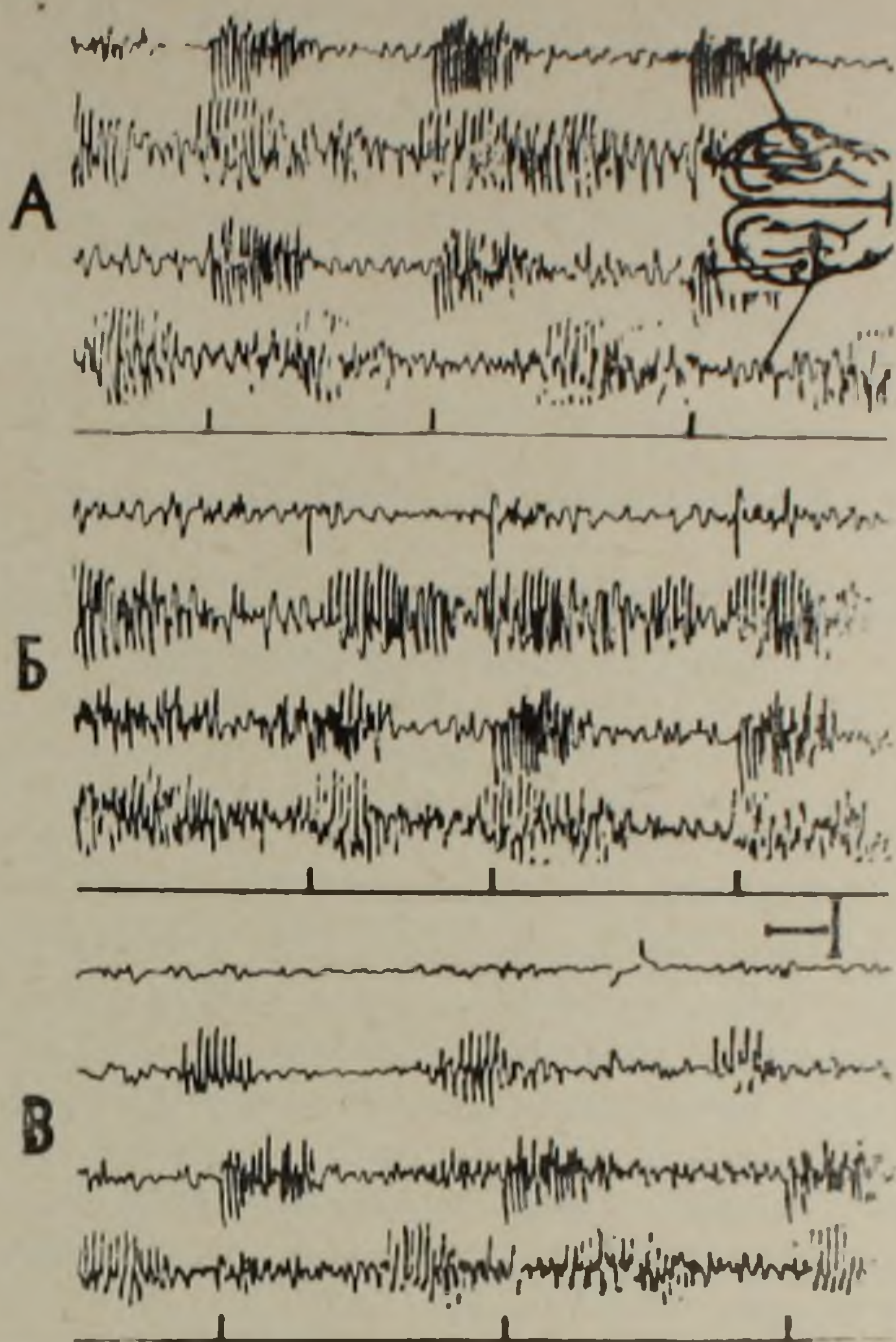


Рис. 5. Влияние частичного и полного повреждения внутреннего коленчатого тела на вызванные звуковым щелчком веретена (последствие) в слуховой коре. А—до повреждения внутреннего коленчатого тела; Б—через 10 мин после его частичного повреждения (3 мА в течение 30 сек в пункте А5, L9, Н0); В—через 2 час. после массивного повреждения (в пределах А₂—А₇; L7—L10; Н+2—Н-2).

Таким образом, вспышка веретена в определенной области коры в ответ на ее электрическое раздражение должна быть обусловлена антидромной активацией соответствующих таламо-кортикальных волокон, которая не передается на другие таламо-кортикальные волокна. Иначе говоря, каждая группа таламо-кортикальных волокон формирует вспышку веретена в проекционной области коры независимо от других групп.

Второй важный, на наш взгляд, вопрос, рассматриваемый в данной работе,— это значение неспецифических структур таламуса для вспышек веретен. Если веретено в сенсорной коре возникает независимо от других корковых и таламических областей даже после полного удаления неспецифического таламуса [13], то какое же влияние могут оказать неспецифические таламические структуры на веретена, возникающие и протекающие в сенсорной области коры? В данной работе мы разрушали одно из главных ядер, выносящих импульсы из неспецифического та-

ламуся, но это (так же как и его раздражение [9]) никакого влияния на протекание последствий (т. е. вспышки веретена), возникающего на звуковой щелчок, не оказывало. Таким образом, несмотря на ряд предположений [13] до сих пор значение неспецифических таламических ядер для протекания веретен в сенсорных зонах все еще остается неясным.

Институт физиологии
АН ГрузССР, Тбилиси

Ս. Պ. ՆԱՐԻԿԱՇՎԻԼԻ, Ա. Ս. ՏԻՄՉԵՆԿՈ, Դ. Վ. ԿԱԶՅԱ

ԳԼԽՈՒՂՆԵՂԻ ԿԵՂԵՎԻ ՄԵՄ ԿԻՍԱԳԵՆԴԵՐԻ ՏԱՐԲԵՐ ՀԱՏՎԱԾՆԵՐԻ «ԻՆԿՆԵՐԻ» ՓՈԽԱԶԴԵՑՈՒԹՅԱՆ ՎԵՐԱԲԵՐՅԱԼ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ֆլարսեղիով անշարժացված կատուների մոտ մակերեսային անզգայացման պայմաններում (նեմբութալ—15 մգ/կգ) ուսումնասիրվել է ինքնաձին կամ կեղևի տարբեր հատվածների (առաջնային և ասոցիատիվ մարզեր) գրգռումներից առաջացած իլիկաձև ակտիվությունների (spindle) փոխադրեցությունը: Ցույց է տրվել, որ 1. իլիկաձև ակտիվությունը ծագում է միայն կեղևի գրգռված մարզերում, 2. դրանք չեն փոխադրեցվում ինքնաձին կամ ուրիշ մարզերում հրահրված համանման աշխուժության հետ: Դա խոսում է դրանց գեներացիայի անկախ կամ տեղական (հավանաբար տեսողական բրգեր) բնույթի մասին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Гусельников В. И. и Сунин А. Я. Ритмическая активность головного мозга. Изд-во МГУ, 1968.
2. Каджая Д. В., Нарикашвили С. П., Тимченко А. С. Сообщ. АН ГССР, 67, 681, 1972.
3. Мониава Э. С., Нарикашвили С. П. Сообщ. АН ГССР, 36, 469, 1964.
4. Мухаметов Л. М. Свойства и механизм ЭЭГ веретен (в печати, 1973).
5. Нарикашвили С. П. Неспецифические структуры головного мозга и воспринимающая функция коры больших полушарий. Изд-во АН Груз. ССР, Тбилиси, 1962.
6. Нарикашвили С. П. Биологический журнал Армении, 25, 6—7, 1972.
7. Нарикашвили С. П., Арутюнов В. С., Мониава Э. С. Журн. высш. нервн. деят., 15, 238, 1965.
8. Нарикашвили С. П., Каджая Д. В., Тимченко А. С. Журн. высш. нервн. деят., 12, 843, 1972.
9. Нарикашвили С. П., Каджая Д. В., Тимченко А. С. Сообщ. АН ГССР, 70, 181, 1973.
10. Нарикашвили С. П., Мониава Э. С. Тр. Ин-та физиологии АН Груз. ССР, 12, 55, 1961.
11. Нарикашвили С. П., Мониава Э. С., Арутюнов В. С. Физиол. журн. СССР, 51, 9, 1965.
12. Тимченко А. С., Каджая Д. В. и Нарикашвили С. П. Сообщ. АН ГССР, 67, 433, 1972.
13. Andersen P. and Andersson S. A. Physiological Basts of the Alpha Rhythm. Appleton—Century—Crafts, New York, 1968.
14. Chang H. T. J. Neurophysiol., 13, 235, 1950.