

Э. Г. АСТВАЦАТРЯН, А. С. АНДРЕАСЯН

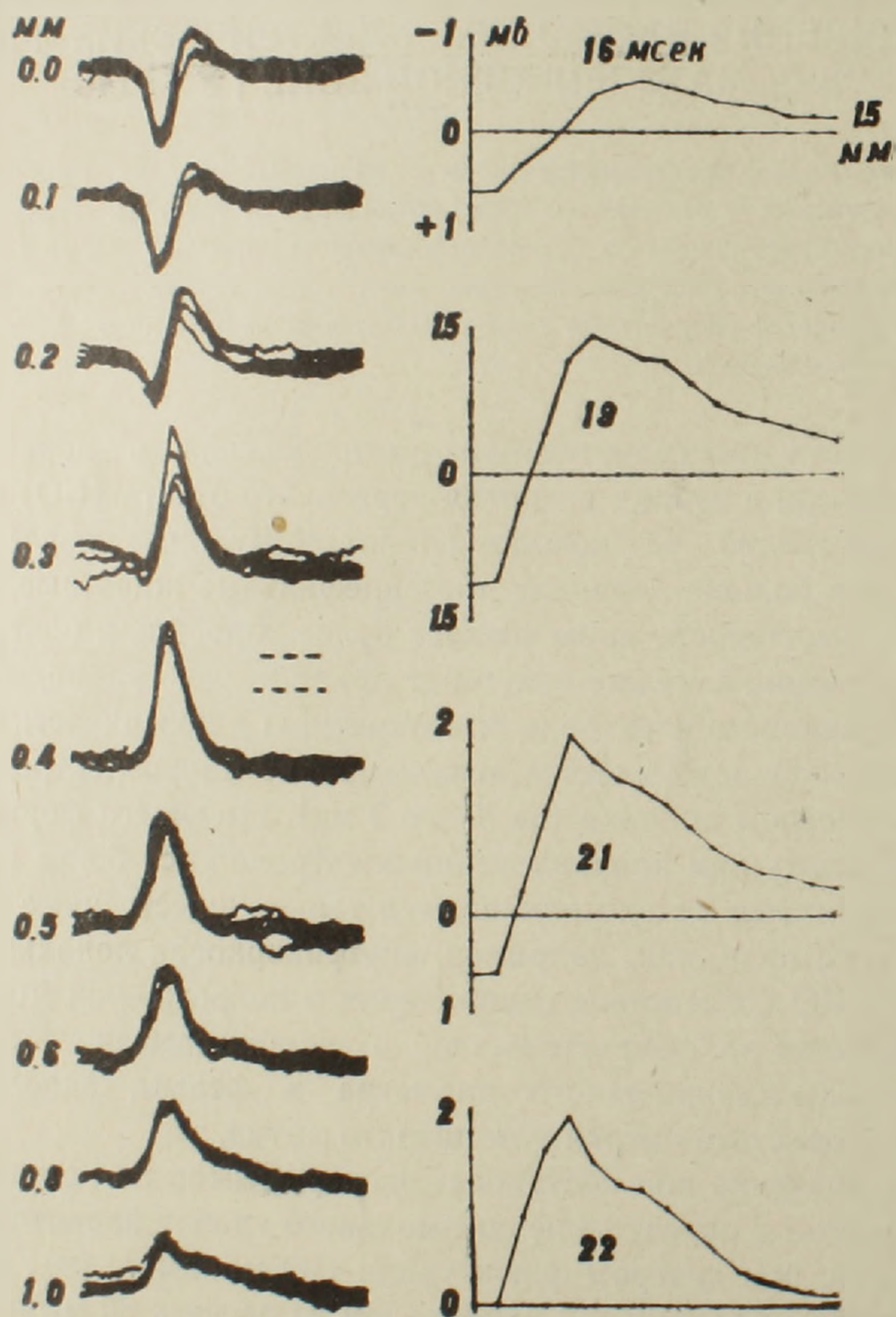
НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИКОРКОВОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВЫЗВАННЫХ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ В СОМАТОСЕНСОРНОЙ ЗОНЕ I У КРЫС

В условиях острого эксперимента проведен послойный анализ первичного ответа. Прослежена зависимость величины и знака потенциала от глубины. Показано, что потенциалы, зарегистрированные в различные моменты времени развития положительной фазы, претерпевают инверсию на различной глубине. Предполагается, что положительная фаза является результатом последовательного включения в активность слоев IV, III, II и, возможно, I.

Особенности пространственного распределения в коре электрических потенциалов в период развития первичного ответа (ПО) исследованы преимущественно на кошках. По-видимому, для подобного рода экспериментов больше подходят лиссенцефальные животные, у которых отсутствие складчатости коры создает более простые и однородные условия регистрации, а также облегчает правильную, радиальную ориентацию проникающего электрода по отношению к поверхности коры. Другим важным условием является использование микроэлектродов с маленьким диаметром кончика (не более 2 мк), имеющего форму пологого конуса, поскольку при проникновении электродов с более крупными и крутыми кончиками сильно изменяются такие существенные показатели электрического поля, как, например, внутрикорковая локализация уровня инверсии ПО (вследствие сдавливания и повреждения мозговой ткани) [4]. Учитывая это обстоятельство, в наших опытах использовались микроэлектроды именно такого диаметра и формы, заполненные 2М раствором хлористого натрия или цитрата калия.

Особое значение при постановке экспериментов на крысах приобретает вид наркоза и определение оптимального уровня наркотизации (т. е. такого уровня, при котором флюктуации ПО минимальны). По данным Кимура [8], при наркотизации нембуталом из расчета 30 мг/кг оптимальный уровень длится 10—15 мин. При более глубоком наркозе кора становится ареактивной, а на более поверхностных стадиях ПО «теряются» в фоновой активности. Аналогичная картина наблюдалась и нами. Было также отмечено, что и под хлоралозовым наркозом ПО характеризуется весьма сильными флюктуациями в своих параметрах. Мы отдали предпочтение длительно действующему анестетику уретану, поскольку обнаружилось, что, спустя 12—18 час. после наркотизации (1,5 г/кг внутривенно) и операции (краниотомия, отсепаровка седа-

лищного нерва), создаются условия, при которых ПО отличается удовлетворительной стабильностью, достигая по своей величине нескольких милливольт. Регистрация на одиночное раздражение контрлатерального седалищного нерва электрическим прямоугольным импульсом (2—3 в; 0,1 мсек) производилась после удаления твердой мозговой оболочки в соматосенсорной зоне I [12]. При этом использовался усилитель УБП2-03 и осциллограф с фоторегистратором фирмы «Альвар» при постоянной времени 0,05 сек и верхней граничной частоте 10 кГц. Для уменьше-



Вертикальное распределение вызванных потенциалов в зоне С1 на одиночное раздражение контрлатерального седалищного нерва. Цифры слева указывают глубину в мм, на которой были записаны осциллограммы. 0,0—поверхность коры. Справа приведены графики зависимости величины и знака потенциала от глубины, построенные на 16, 19, 21 и 22 мсек после раздражения. Цена деления по оси абсцисс—0,1 мм; по оси ординат—0,25 мв. Калибровка—0,5 мв; 2,5 мсек. Начало развертки совпадает с моментом нанесения раздражения.

ния пульсации мозга обнаженная зона коры заливалась смесью вазелинового масла с зуботехническим воском.

На рисунке приведены осциллограммы вызванных потенциалов, записанных при постепенном погружении микроэлектрода в кору. На поверхности регистрируемый ПО состоит из начального положительного колебания потенциала, переходящего в более вариабильное отрицательное. По мере продвижения микроэлектрода в кору положительное колебание, ослабевая, исчезает, и ниже 0,3 мм вызванный потенциал представлен начальным отрицательным колебанием, т. е. имеет место общеизвестное явление инверсии вызванной корковой реакции. Амплитуда достигает максимальной величины на уровне инверсии, постепенно уменьшается при отведении от более глубоких слоев, но может регистрироваться при проникновении кончика микроэлектрода в белое вещество. Более глубокий внутрикорковый уровень инверсии и максимума глубинного отрицательного колебания, описываемый в работах [1, 5, 6], выполненных на крысах, по-видимому, объясняется применением электродов с более крупными кончиками. Сопоставление латентных периодов вызванных реакций, зарегистрированных на поверхности и в точке максимального глубинного отрицательного колебания (0,4 мм), показывает, что последнее возникает приблизительно на 3 мсек позже. Задержка примерно соответствует длительности начальной пологой части поверхностного положительного колебания. Однако в более глубоком участке (0,6 мм) латентный период укорачивается и соответствует таковому на поверхности. При сравнении конфигурации поверхностного колебания с глубинным обнаруживается, что последнее не является «зеркальным» отображением первого. Так, пик глубинного ответа достигается несколько позже, длительность его превышает таковую поверхностного положительного колебания и т. д. Указанные особенности затрудняют использование положений дипольной теории для определения тех корковых слоев, отражением активности которых являются колебания потенциала, отводимые на поверхности. Точки зрения и гипотезы по этому вопросу на сегодняшний день многочисленны. Одни [3] считают, что положительный потенциал отражает постсинаптическую возбуждательную активность пирамидных нейронов 3—4-го слоев, другие [2]—постсинаптическую тормозную активность апикальных дендритов поверхностных слоев, третьи [7]—постсинаптическую тормозную активность нейронов, не связанных с какими-либо конкретными слоями коры и т. д. По нашему мнению, более существенную информацию можно получить, если проследить изменения электрических потенциалов по поперечнику коры в фиксированные моменты времени после нанесения периферического раздражения. Такой анализ мы провели для более стабильной положительной фазы ПО. Приведенные на рисунке справа графики показывают внутрикорковое распределение потенциалов в моменты времени, соответствующие приблизительно 50% амплитуды восходящей фазы положительного колебания (16 мсек), пика (19 мсек), 50% нисходящей фазы (21 мсек) и изолинии между положительным и отрицательным колеба-

ниями (22 мсек). Анализ построенных графиков выявляет, что потенциалы, зарегистрированные в различные моменты времени, меняют свой знак на обратный на различных уровнях коры. Так, начальные части поверхностного колебания претерпевают инверсию на более глубоких уровнях по сравнению с более поздними (сравни графики 16 мсек и 21 мсек). Это может означать, что поверхностное колебание является следствием последовательной активации нервных элементов и образования диполей, начиная с IV слоя (0,5—0,7 мм), затем III, II и, возможно, I слоев коры. Об этом же свидетельствует факт постепенного нарастания латентного периода точки перехода положительного колебания в отрицательное при последовательном отведении от все более поверхностных слоев, начиная со средних. Так, в эксперименте, приведенном на рисунке, латентный период на глубине 0,4, 0,3, 0,2, 0,1 мм составляет соответственно 13, 16, 19, 22 мсек, т. е. зависимость латентного периода от глубины линейна на этом участке коры. Если рассчитать скорость распространения отрицательного потенциала к поверхности, получится величина 0,033 м/сек. Эта величина меньше приводимой (0,05—0,13 м/сек) для кошки [4], что, по-видимому, объясняется видовыми различиями. Распространение отрицательного потенциала, вероятно, идет не по нервным волокнам или апикальным дендритам пирамидных нейронов, так как вычисленная величина значительно меньше скорости проведения (2—0,6 м/сек) даже по самым тонким симпатическим аксонам [9]. Видимо, более реален транссинаптический путь проведения возбуждения к поверхности коры, и приведенная величина характеризует скорость последовательного формирования диполей в коре [4]. Согласно гистологическим данным [10], волокна специфической таламокорковой радиации поступают в основном в IV слой и, разветвляясь, оканчиваются преимущественно на короткоаксонных клетках типа Гольджи II. Некоторые волокна прямо оканчиваются на звездчатых пирамидах IV—III слоев. Кроме того, показано [11], что чем глубже расположено тело нейрона, тем меньше вероятность достижения его дендрита поверхности коры, т. е. вклад активируемых пирамид средних слоев должен быть значительно меньше вклада нейрона, образующих диполи в более поверхностных слоях. Это подтверждается наличием малых градиентов потенциала в период развития ранних частей положительной фазы ПО (см. график). Более полное представление о доле и последовательности включения нейрональных элементов различных слоев в суммарную вызванную электрическую реакцию, возникающую на поверхности коры, может дать анализ распределения внутрикорковых токов.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели
АН АрмССР

Поступило 6.IV 1973 г.

Է. Գ. ԱՍՏՎԱԾԱՏՐՅԱՆ, Ա. Ս. ԱՆԻՐԵԱՍՅԱՆ

ՀՐԱՀՐՎԱԾ ԷԼԵԿՏՐԱԿԱՆ ՌԵԱԿՑԻԱՅԻ ՆԵՐԿԵՂԵՎԱՅԻՆ ՏԵՂԱԲԱՇԽՄԱՆ
ՈՐՈՇ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ԱՌՆԵՏՆԵՐԻ ՄՈՏ՝ ԱՌԱՋԻՆ,
ՍՈՄԱՏՈՍԵՆՍՈՐ ԶՈՆԱՅՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ուրետանային նարկոզի տակ առնետների մոտ ուսումնասիրվել են սոմատոսենսոր զոնայում էլեկտրական պոտենցիալների ներկեղեկային տեղաբաշխումը առաջնային պոտենցիալի զարգացման ընթացքում: Բացահայտվել է, որ մակերեսային դրական պոտենցիալի տարբեր մասերը փոխում են իրենց նշանը կեղևի տարբեր շերտերում: Հստ որում, սկզբնական մասերը վերջնականի համեմատությամբ ենթարկվում են նշանի փոփոխման ավելի խոր շերտերում: Ենթադրվում է, որ առաջնային պոտենցիալում դրական տատանման ծագման համար պատասխանատու են այն նեյրոնային էլեմենտները, որոնք հաջորդաբար առաջացնում են էլեկտրական երկբևեռներ կեղևի 4-րդ, 3-րդ, 2-րդ և հավանաբար 1-ին շերտերում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Буреш Я., Петрань М., Захар И. Электрофизиологические методы исследования, М., 328—331, 1962.
2. Куланда К. М. В сб. Интегративная деятельность нервной системы в норме и патологии, М., 36—78, 1968.
3. Ройтбак А. И. В сб. Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы, М., 164—219, 1964.
4. Amassian V. E., Patton H. D., Woodbury J. W., Towe A., Schlag J. E. EEG a. clin. Neurophysiol., 7, 3, 480—483, 1955.
5. Angel A., Holmes O. Nature, 214, 834—835, 1967.
6. Borbély A. A. Brain Res., 21, 2, 217—248, 1970.
7. Creutzfeldt O., Rosina A., Ito M., Probst W. J. Neurophysiol. 32, 2, 127—139, 1969.
8. Kimura D. EEG a. clin. Neurophysiol., 14, 2, 115—122, 1962.
9. Lloyd D. In book: A textbook of Physiology, London, 6—67, 1956.
10. Lorente de No R. In: Fulton's Physiology of the nervous system, XV, 274, 1943.
11. Ramon-Mollner E. J. compar. Neurology, 117, 1, 63—76, 1961.
12. Welker G., Sinha M. M. Brain Res., 37, 1, 132—135, 1972.