

6. Combs J. S., Curtis D. R., Eccles J. C. J. Physiol., 145, 3, 515—523, 1959.
7. Panardjian V. V., Gorodnov V. L. Neurosci. Lett., 45, 269—272, 1983.
8. Gorman A. L. F., Mtrolli M. J. Physiol., 227, 1, 35—49, 1972.
9. Lux H. D., Pollen D. A. J. Neurophysiol., 29, 2, 217—220, 1966.
10. Tsukahara N., Murakami F., Hultborn H. Exp. Brain Res., 22, 49—64, 1975.
11. Tsukahara N., Toyama Kosaku K. Exp. Brain Res., 4, 18—33, 1967.

Поступило 7.IV 1987 г.

Визлог. ж. Армения, т. 41, № 3, 1988

УДК 612.822.3

ТРАНСКАЛЛОЗАЛЬНЫЕ ИМПУЛЬСНЫЕ РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ ТЕМЕННОЙ АССОЦИАТИВНОЙ КОРЫ КОШКИ

Э. Г. АСТВАЦАТЯН

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР. Ереван

Показано, что каллозальные нейроны располагаются в слоях I—VI, несколько преобладая в слоях IV—V. Средняя скорость аксонного проведения этих нейронов 5,7 м/с. Постсинаптические импульсные реакции регистрируются в слоях I—VI. Максимальная плотность нейронов с такими реакциями обнаружена в слое IV.

Ցույց է տրված, որ կալոզալ բջիջները տեղաբաշխված են I—VI շերտերում, որոշ գերակշռությամբ 4—5-րդ շերտերում: Կալոզալ բջիջների ախտանշին հաղորդականության միջին արագությունը կազմում է 5,7 մ/վրկ (1,9 մ/վրկ—16,3 մ/վրկ): Հետսինապտիկ իմպուլսային ռեակցիաները գրանցվել են I—6-րդ շերտերում: Այդպիսի ռեակցիաներով օժտված բջիջների մաքսիմալ խտությունը հայտնաբերվել է 4-րդ շերտում:

It has been shown that callosal neurones are distributed in I—VI layers with some prevalence in IV—V layers. Average speed of axon carrying out of callosal neurones is 5.7 m/s (from 1.9 up to 16.3 m/s). Postsynaptic impulsive reactions have been recorded in I—VI layers. Maximum density of neurones with such reactions has been discovered in IV layer.

Кора теменная—каллозальный нейрон—импульсная реакция.

Имеющиеся в литературе сведения о локализации тел каллозальных нейронов в различных слоях коры [2, 5, 9], послонном распределении их аксонных терминалей [1, 7] разноречивы. Малочисленны данные о функциональных свойствах нейронов каллозальной системы [3, 6, 13].

В настоящей работе приводятся результаты изучения послонного распределения антидромных и постсинаптических импульсных реакций нейронов передней и средней супрасильвиевой извилины, вызванных раздражением гомотопических участков коры контрлатерального полушария.

Материал и методика. Эксперименты проведены на взрослых беспородных кошках, анестезированных внутривенным введением хлоралозы (30—40 мг/кг) или мексубутала (30—35 мг/кг) и обезлиженных внутримышечным введением дитилина (5—

Сокращения: НС—начальный сегмент

10 мг/кг). В части опытов животных анестезировали введением хлоралозы (30—40 мг/кг) и этанола (2—3 мл/кг).

Переднюю часть срединной и заднюю часть передней супрасильвиевой извилины коры левого полушария раздражали биполярно (5—30 В; 0,1—0,3 мс) серебряными шариковыми электродами с межполюсным расстоянием 3—4 мм для анти- и ортодромного возбуждения нейронов гомотопических областей коры правого полушария.

Висклеточную регистрацию импульсной активности нейронов производили стеклянными микроэлектродами (диаметр кончика 1—2 мкм), заполненными 2М цитратом калия.

Фоторегистрацию импульсной активности с экрана осциллографа проводили в режиме строчной записи обычно при 5—10 последовательных предъявлениях арямноугольных стимулов, следовавших с частотой 0,25 с. Вызванные разряды относили к антидромным, если они имели рефрактерный период меньше 2 мс [13, 14]. При анализе данные регистрации глубже 1,9 мм от поверхности коры не рассматривали.

Результаты и обсуждение. В экспериментах была зарегистрирована вызванная активность 205 нейронов супрасильвиевой извилины. На рис. 1 и 2 приведены различные типы ответных импульсных реакций нейронов — от единичных до длительных пачечных разрядов. Частота разряда достигала 600—700 имп/с (рис. 1, 2, 4), что характерно для вставочных нейронов. На рис. 1, 5, 6 приводятся результаты парного

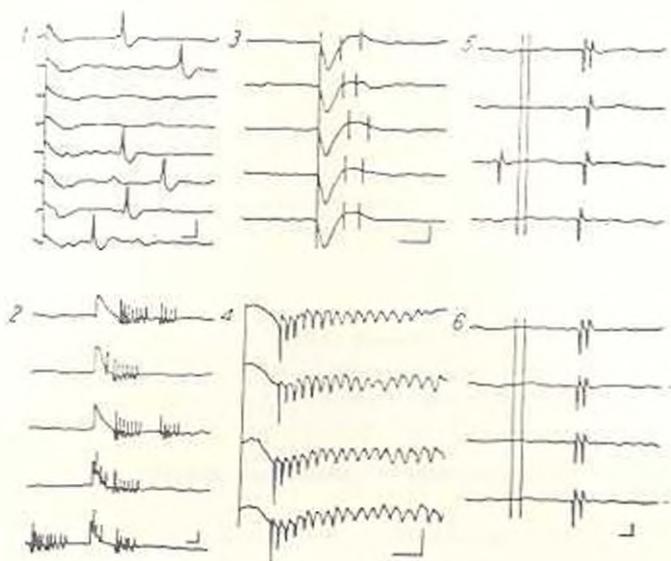


Рис. 1. Вызванные постсинаптические импульсные реакции различных нейронов в супрасильвиевой извилине. 1—в виде единичного регулярного импульса; 2—в виде пачечного разряда; 3—в виде двойных импульсов; 4—в виде длительного пачечного разряда; 5—в виде единичного регулярного импульса, интервал между парными стимулами 3 мс; 6—то же, но интервал 4 мс. Калибровка—5 мс, 1,0 мв.

тестирования нейрона. При интервале 4 мс между стимулами (рис. 1, 6) присутствуют ответы на оба стимула; при интервале 3 мс (рис. 1, 5) ответ на второй стимул регистрируется только при первом предъявлении стимулов. Рефрактерный период этого нейрона меньше 4 мс и больше 3 мс. Транссинаптическое происхождение ответа подтверждается отсутствием коллизии (рис. 1, 5, третья запись сверху) между фоновым по-

тенциалом действия и вызванным при интервале между ними меньше двойной величины латентного периода вызванного потенциала действия [6]. С учетом относительно короткого рефрактерного периода можно предположить, что ответ данного нейрона является моносинаптическим. Однако идентификация ортодромных моносинаптических связей при электрическом раздражении коры затрудняется из-за возможной синаптической активации антидромным импульсом через возвратную коллатераль других нейронов—как вставочных, так и каллозальных. Кроме того, возвратная коллатераль может образовывать синапсы (аутопсы) и на дендритах своего нейрона [15]. Примером последовательного антидромного и постсинаптического возбуждения одного и того же нейрона может служить вызванный разряд в виде двойных импульсов (рис. 2, 4). Ранний ответ имел рефрактерный период меньше 2 мс, но

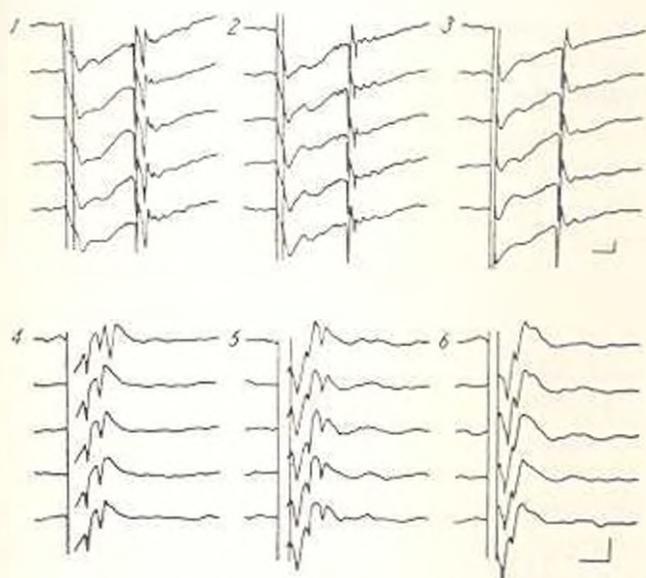


Рис. 2. Антидромные импульсные реакции каллозальных нейронов супрасильвиевой извилины. 1—3. Реакция нейрона на парную стимуляцию с интервалом между стимулами 2,0 мс, 1,5 мс и 1,0 мс; 4—6: реакция другого нейрона на одиночную, парную стимуляцию с интервалом между стимулами 2,0 и 1,5 мс соответственно. Калибровка—5 мс, 1,0 мВ

больше 1,5 мс (рис. 2, 5, 6) и поэтому являлся антидромным. Поздний ответ возникал с задержкой примерно в 2 мс и имел рефрактерный период более 5 мс. Поскольку самые короткие значения латентных периодов антидромного и трансинаптического ответов в наших экспериментах равнялись 1,6 и 2,4 мс соответственно, то величина синаптической задержки примерно равнялась 0,8 мс (при условии, что скорости аксонного проведения импульсов в орто- и антидромном направлении существенно не различаются). Учитывая эту величину, следует предположить, что поздний ответ обусловлен дисинаптическим возбуждением каллозального нейрона, возможно, через свою же возвратную коллатераль и вставочный нейрон или же через возвратную коллатераль другого каллозального нейрона. Кроме того, возможно и ортодромное

транссинаптическое возбуждение после антидромного. В другом случае (рис. 1, 3) рефрактерный период раннего ответа составлял более 5 мс, и поэтому оба ответа являются транссинаптическими, обусловленными проведением по путям с разным числом синаптических переключений. Типичный антидромный ответ показан на рис. 2 (1, 2, 3). При коротких интервалах между парными стимулами уменьшался ответ на второй стимул [13], а при интервале 1,5 мс он состоял только из ИС компонента (рис. 2, 1, 2). Антидромные ответы различных нейронов супрасильвиевой извилины возникали с латентными периодами от $1,6 \pm 0,15$ до $13,7 \pm 0,2$ мс ($M \pm \sigma$), транссинаптические — от $2,4 \pm 0,3$ до $45 \pm 8,3$ мс. При этом с латентным периодом более 30 мс было зарегистрировано всего лишь несколько нейронов. На гистограмме распределения латентных периодов (в том числе и антидромных ответов) пик приходится на значения 4–6 мс (рис. 3). В наших экспериментах было зарегистрировано мало длиннolatентных антидромных ответов. На гистограмме они составляют вторую подгруппу антидромных ответов с латентными периодами от $8,5 \pm 0,5$ до $13,7 \pm 0,2$ мс.

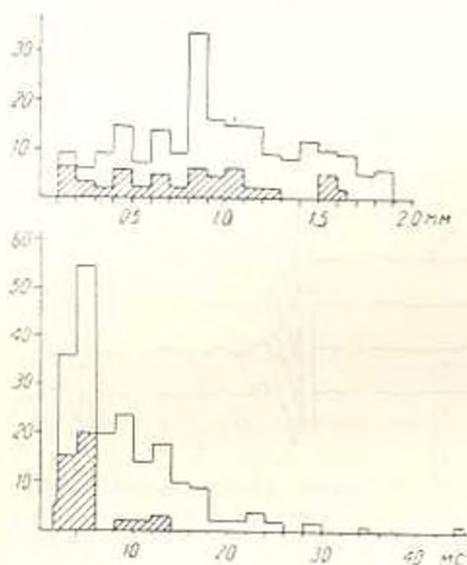


Рис. 3. Гистограммы распределения нейронов по поперечнику супрасильвиевой извилины (сверху) и латентных периодов (внизу) их импульсных ответных реакций. По оси ординат—число нейронов, по оси абсцисс—глубина залегания нейрона в мм от поверхности коры и латентные периоды в мс соответственно ($n=205$). Штрихом выделены гистограммы распределения каллозальных нейронов и латентных периодов их антидромных импульсных ответов ($n=30$).

Согласно данным измерения [10], расстояние между супрасильвиевыми извилинами обоих полушарий составляет 26 мм. С учетом величины латентных периодов расчетные скорости аксонного проведения каллозальных нейронов составляют приблизительно 1,9–16,3 мс с преобладанием скоростей проведения 4,3–6,5 мс. В соответствии с наличием двух подгрупп латентных периодов антидромных ответов можно

выделить две подгруппы каллозальных нейронов со скоростями аксонного проведения от 4,4 до 16,3 м/с и от 1,9 до 3,1 м/с. Средняя скорость аксонного проведения—5,7 м/с. Эти значения больше соответствующих (от десятых долей м/с до 10 м/с), полученных для нейронов сенсомоторной [11], но меньше значений ($13,6 \pm 2,5$ м/с), полученных для нейронов зрительной коры кошек [12]. Более высокие значения скоростей в последнем случае, по-видимому, объясняются исключительно внутриклеточным отведением, при котором преобладают отведения от сравнительно крупных нейронов, имеющих соответственно и более толстые аксоны.

Глубинное распределение нейронов и супрасильвиевой извилине, реагирующих импульсными реакциями, показано на рис. 3. Нейроны были зарегистрированы на глубине 0,1—1,9 мм от поверхности коры. Пик гистограммы приходится на глубину 0,8—0,9 мм. По средним данным измерений [10], границы слоев супрасильвиевой извилины следующие: слой I—0—194 мкм, слой II—195—530 мкм, слой III—531—785 мкм, слой IV—786—935 мкм, слой V—936—1135 мкм, слой VI—1136—1760 мкм. С учетом этих данных пик гистограммы приходится на слой IV. Поскольку такой пик отсутствует на гистограмме распределения нейронов с антидромными ответами, то можно считать, что он обусловлен значительным преобладанием в слое IV нейронов, реагирующих постсинаптическими разрядами на орто- и антидромное поступление импульсов через мозолистое тело. Кроме того, следует учесть, что трансинаптическая генерация импульса происходит легче антидромной. Гистограмма распределения нейронов с антидромными ответами характеризуется чередованием участков с большей и меньшей плотностью залегания нейронов. Относительно мало каллозальных нейронов на глубине больше 1,1 мм (слой IV—V), а на глубине 0,8—1,1 мм (слой IV—V) они несколько преобладают. Следует отметить обнаружение в наших экспериментах каллозальных нейронов и по внутреннему подслою слоя I. В морфологических исследованиях на кошках с применением пероксидазы хрена их наличие в слое I отрицалось [2, 5, 9]. Во фронтальной коре крыс меченные пероксидазой каллозальные клетки наблюдались и в слое I [8]. Кроме того, электрофизиологической антидромной идентификацией в теменной ассоциативной коре кошки показано наличие эфферентных кортико-кортикальных нейронов в слое I [4].

ЛИТЕРАТУРА

1. Кавамура К., Макаров Ф. И. Архив анат., гистол. и эмбриол., 61, 1, 49—56, 1973.
2. Макаров Ф. И., Казаков В. К. В кн. Взаимоотношение полушарий мозга. Мат-лы Всесоюз. конф., 156, Тбилиси, 1982.
3. Мосидзе В. М. Ж. высш. нервн. деят., 35, 1, 25—31, 1985.
4. Папоян Е. В., Фанарджян В. В. Физiol. ж. СССР, 72, 7, 865—873, 1986.
5. Толченова Г. А. Архив анат., гистол. и эмбриол., 85, 10, 30—34, 1983.
6. Эрохи В. Л., Гречушников А. С. Ж. высш. нервн. деят., 28, 6, 1271—1279, 1978.
7. Ebner F. F., Meyers R. E. J. Comp. t. Neurol., 124, 3, 353—367, 1965.
8. Isseroff A., Schwartz M. L., Dekker J. J., Goldman-Rakic P. S. Brain Res., 293, 2, 213—224, 1984.
9. Jakobson S. I., Trojanowski J. Brain Res., 74, 1, 149—155, 1974.

10. Latimer C. N., Kennedy T. T. J. *Neurophysiol.*, 24, 1, 66—79, 1961.
 11. Miller R. J. *Compar. Neurology*, 164, 3, 361—373, 1975.
 12. Toyama K., Matsuami K., Ohno T. *Brain Res* 14, 1, 513—517, 1969.

Получено 7.IV 1987 г.

Биолог. ж. Армении, т. 41, № 3, 1988

УДК 612.821.6

К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

А. А. ГАРИБЯН, И. Ю. ХОДЖАЯНЦ, Т. В. ХАНАМИРЯН, Э. С. ГАМБАРЯН

Институт зоологии АН АрмССР, Ереван

Обсуждается вопрос о замыкании временной связи. Делается заключение, что при формировании условной временной связи замыкание основано не на образовании анатомической связи между центрами (безусловным и условным), а на формировании паттерна возбуждения, охватывающего мозг.

Քննարկվում է ժամանակավոր կապի միացման հարցը Հեռնոթիցն է պրկում. որ պայմանական կապի կազմավորման ժամանակ միացումը փնմվում է ոչ թե կրկու կենտրոնների միջև անատոմիական կապի առաջացման վրա (անպայման և պայմանական), այլ զրգոման պատտերնի կազմավորման վրա, որն ընդգրկում է ողնիղր:

The question of circuit of temporal connection has been discussed. It has been established that during the formation of conditional connection the circuit is based not on the formation of anatomical connection between two centres (no: conditional and conditional), but on the formation of irritation pattern, including the brain.

Кора больших полушарий—условный и безусловный рефлекс—замыкание временной связи.

До 1909 года в лаборатории И. П. Павлова бытовало представление, согласно которому образование условных рефлексов происходит путем замыкания временной связи между центром индифферентного раздражителя, находящимся в коре, и безусловным пищевым слюнным центром, расположенным в продолговатом мозге [1]. Однако со временем, когда было доказано, что безусловные рефлексы имеют свое представительство в коре головного мозга, в лаборатории Павлова пришли к убеждению, что замыкание происходит в пределах коры условного мозга между корковым представительством индифферентного раздражителя и центром безусловного рефлекса. Так формируется условный рефлекс.

В дальнейшем появились различные модификации этой точки зрения. Так, например, Асратян [2, 3] пришел к заключению, что условно-рефлекторное замыкание происходит в коре мозга между центрами двух безусловных рефлексов. По этому поводу он писал: «Согласно нашему представлению, условно-рефлекторная связь замыкается между нервными клетками корковых ветвей дуги безусловного рефлекса и дуги так называемого ориентировочного рефлекса, т. е., по существу говоря, между корковыми ветвями дуг двух безусловных рефлексов» [3, стр. 208].

Таким образом, в научной литературе окончательно утвердилось мнение, что образование новой нервной связи, замыкательный процесс,