

ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 612.831

Г. Е. Григорян

О коротколатентной проекции дорсальных канатиков спинного мозга
 в теменной ассоциативной коре кошки*

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР С. А. Бакунцом 16/IV 1968)

В отличие от первичных ответов (ПО) проекционных соматосенсорных областей коры, вызванные «нембуталовые», «хлоралозовые» и другие непервичные ответы (НеПО) ассоциативных полей характеризуются значительно большим латентным периодом (15—40 мсек), что свидетельствует о более сложном, полисинаптическом пути передачи сенсорных информации (1-4). Наиболее постоянным и типичным для вызванной активности ассоциативных полей коры являются однофазные поверхностно-положительные потенциалы (1-3). В связи с этим, представляют особый интерес несколько необычные для ассоциативной коры вызванные соматические ответы, описанные в виде небольшого поверхностно-отрицательного колебания, которые закономерно выявляются перед непервичным позитивным потенциалом с латентным периодом, равным периоду для ПО проекционной коры (1-3). Согласно некоторым данным (2,3) эта ранняя отрицательность есть результат физической диффузии электрической активности проекционной коры в ассоциативную зону. Однако, более тщательные эксперименты, проведенные за последнее время (4,5), дали основание авторам заключить что «ранние ассоциативные ответы» (РАО) являются результатом первичных, собственных синаптических процессов самой ассоциативной коры на приходящие афферентные импульсы, а не результатом объемного проведения.

Факт, структурно-функциональной связи системы дорсальные канатики—медиальная петля с соматосенсорной корой, хорошо известен (6-10) и др.). Возникает вопрос, соучастна ли эта система в коротколатентной активации ассоциативных полей теменной коры больших полушарий? С целью выяснения этого вопроса было предпринято настоящее исследование.

Опыты проводились на 17 кошках, наркотизированных нембуталом или нембутал-хлоралозой (введенных внутривенно 40—20 мг на 1 кг соответственно) и обездвиженных прокураном. Для изолированного раз-

* Работа выполнена в Лаборатории физиологии афферентных систем Института нормальной и патологической физиологии АМН СССР.

дражения дорсальных канатиков (ДК) спинного мозга вылучивали их в области Th 9—12 сегментов на протяжении 2—3 см. Центральный конец перерезанных канатиков стимулировался одиночными прямоугольными импульсами электрического тока (0,3—0,5 мсек и 5—10 в) с помощью подвесных серебряных электродов. Вызванные потенциалы (ВП) отводили монополярно с поверхности мягкой мозговой оболочки коры с помощью серебряных шариковых электродов и регистрировали на пленку с экрана двухканального катодного осциллографа «Диза». ВП изучались до и после острой перерезки ДК на уровне С 2—3 сегментов. В конце каждого опыта спинной мозг удалялся и тщательно проверялась степень повреждения.

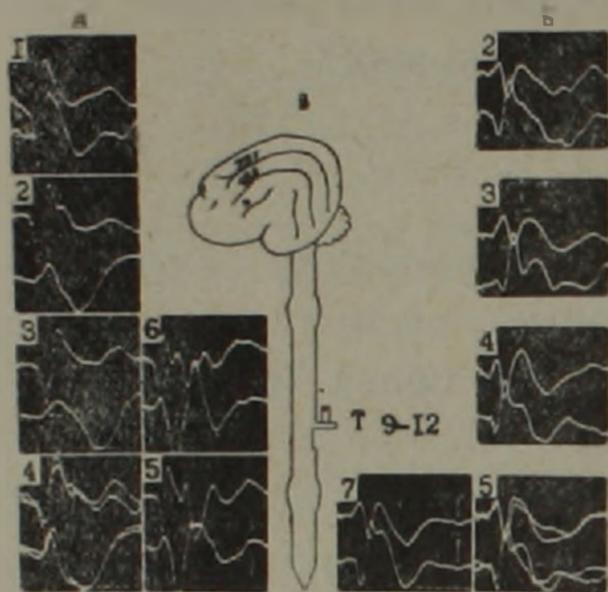


Рис. 1. Вызванные потенциалы соматосенсорных и ассоциативных полей коры при изолированной стимуляции ДК спинного мозга. А—опыт от 25/V/1966 г. Наркоз, нембутал-хлоралоза-прокуран. Верхний луч—ПО зоны S1, нижний луч—1 кадр ПО зоны S2, остальные—РАО и НеПО ассоциативной коры. Длительность стимула 0,3 мсек, амплитуда 7 в. Б—опыт от 27/VII/1966 г. Наркоз: нембутал-прокуран. Верхний луч—РАО и НеПО ассоциативной коры, нижний луч—ПО зоны S1. Длительность стимула 0,5 мсек, амплитуда 7 в. Масштаб времени и усиления одинаков для всех записей 5 мсек и 100 мкв. В—Схема раздражения ДК и отведения ВП. Цифры на кадрах и на рисунке мозга указывают на места отведения ВП.

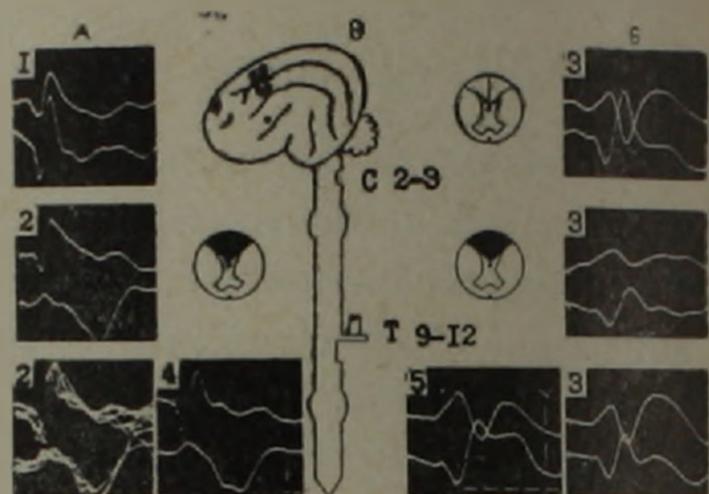


Рис. 2. Вызванные корковые потенциалы после рассечения ДК на уровне С 2—3 сегментов. А—ВП спустя 30 минут после операции. Наркоз: нембутал-хлоралоза-прокуран. Верхний луч—ПО зоны S1, нижний луч—1 кадр ПО зоны S2, остальные—РАО и НеПО ассоциативной коры. Длительность стимула 0,3 мсек, амплитуда 7 в. Б—ВП до /3/ и после (3—5) удаления ДК: через 2—3 минуты (второй кадр сверху), 30—45 мин. (остальные кадры). Наркоз: нембутал-прокуран. Длительность стимула 0,5 мсек, амплитуда 7 в. В—Схема мозга после удаления ДК.

Изолированное раздражение ДК спинного мозга на уровне Th 9—12 вызывало двуфазные положительно-отрицательные ответы в первой и второй соматосенсорных областях коры обеих полушарий головного мозга (рис. 1 А). Латентный период начальной положительной фазы в среднем равнялся 5—7 мсек, отрицательной—12—15 мсек. Одновременно в теменной коре (*gyr. Lateralis et Suprasylvius anterioris*) в ответ на стимуляцию ДК отводилось монофазное положительное (рис. 1А 2—4).

при более медленной развертке луча дуфазное положительно-отрицательное колебание потенциала (рис. 1А 5, 6). Здесь примечательно то, что в комплексе вызванной электрической реакции ассоциативной коры (как и в случае раздражения периферических нервов), имеется небольшая отрицательность, которая предшествует начальному длиннолатентному позитивному ответу (рис. 1А 2—6). Характерной чертой РАО является прежде всего его короткий латентный период (5—7 мсек), почти равный периоду положительной фазы ПО проекционной коры. Амплитуда колебалась в пределах 60—100 мкв, а длительность—8—15 мсек. Более того, в опытах с одним только нембуталом в большинстве случаев регистрировались РАО с величиной латентного периода не более 4—5 мсек, что на 1—2 мсек меньше латенции ПО проекционной коры, вызванных в тех же условиях эксперимента (рис. 1Б). Фокус максимальной активности для представительства ДК в ассоциативной коре совпадает с проекцией седалищного нерва⁽⁵⁾, которая расположена непосредственно за разветвлением ансатной борозды и приблизительно занимает площадь, указанную на схеме мозга цифрами отведения (рис. 1В).

После контрольных записей ВП (рис. 1А и 2Б) производили экстирпацию ДК на протяжении 5—6 мм на уровне С 2—3 сегментов (рис. 2В). С истечением некоторого времени (20—45 мин.) после операции, в ответ на электрическую стимуляцию ДК снова отводились вызванные ПО в проекционной коре, РАО и следующее за ними позитивное колебание в ассоциативной зоне (фиг. 2А, Б). Как видно из приведенных осциллограмм, латентный период всех компонентов сложного ассоциативного ответа не изменился. В ряде случаев, когда регистрация ВП производилась сразу же после острого рассечения ДК, можно было заметить некоторое увеличение длительности и редукции амплитуды ПО и РАО, однако, без изменения их латентного периода (рис. 2Б). В таких случаях небольшой «отдых» после операции часто способствовал восстановлению дооперационных параметров ВП. Таким образом в условиях нембуталового или смешанного нембутал-хлоралозового наркоза изолированное раздражение ДК спинного мозга вызывает наряду с НеПО, коротколатентные потенциалы в виде ПО в соматосенсорных областях и РАО в теменной ассоциативной коре с латентным периодом, не превышающим предел латенции специфических соматических ответов. Острое рассечение ДК выше места стимуляции на 14—15 сегментов не препятствует коротколатентной активации коры заднесигмовидной, переднемаргинальной и супрасильвиевой извилин.

Однозначность латентных периодов ПО и РАО, вызванных в ответ на изолированную стимуляцию ДК, свидетельствует, что импульсы достигают проекционных и ассоциативных полей практически одновременно. Факт некоторого опережения притока афферентных импульсов к ассоциативным зонам (при нембуталовом наркозе) является дополнительным аргументом в пользу точки зрения^(4, 5), что РАО является биоэлектрическим выражением непосредственной коротколатентной активации нейронов ассоциативной коры от восходящих импульсов. Следова-

тельно, надо полагать, что специфическая бульбо-таламо-корковая система является общим источником коротколатентной активации как для проекционной, так и ассоциативной областей коры. Было установлено, что ответственными в передаче импульсов по системе ДК являются толстые, миелинизированные аксоны группы $A\beta\gamma$, со скоростью проведения импульсов в порядке 40—50 м/сек с диаметром 5—12 мк.

Теперь, как объяснить факт сохранения коротколатентной активации проекционных и ассоциативных полей коры после выключения спинального компонента системы медиальной петли—дорсальных канатиков, учитывая, что последние являются важным интегрирующим звеном, обеспечивающим мощный афферентный приток к супраспинальным формациям, столь необходимым для ранней фазы ВП?

Прежде всего, можно предположить, что при изолированной стимуляции ДК ниже места перерезки на 14—15 сегментов импульсы достигают ядер Голля не только по «прямой» системе (по дорсальным ка-

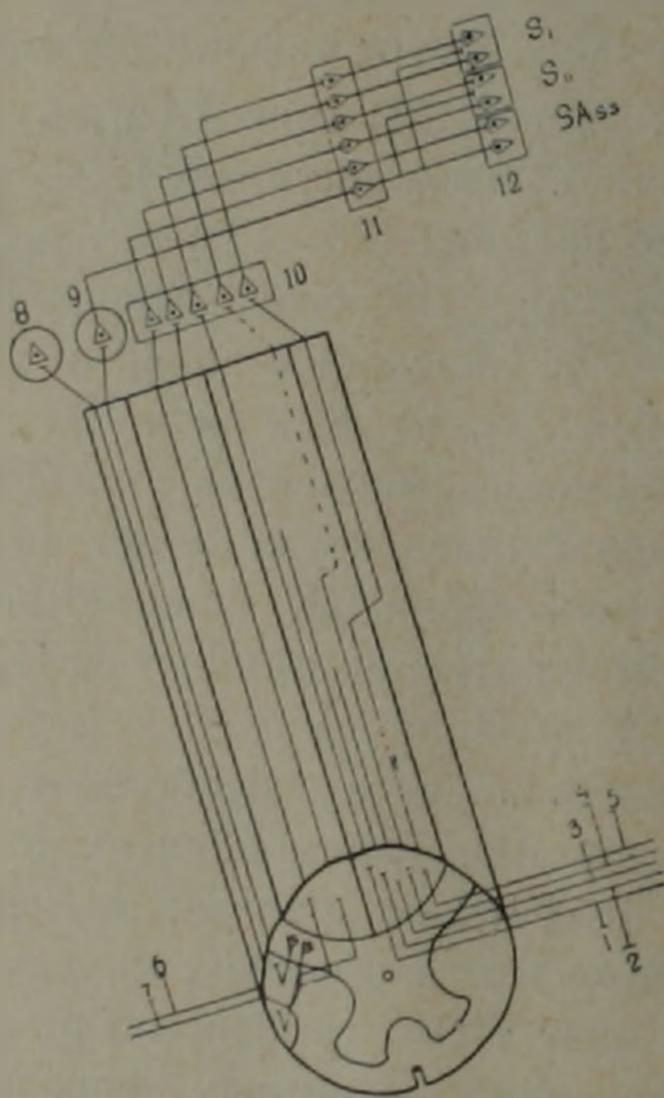


Рис. 3. Схема связей спинно-кортикальных путей соматосенсорной чувствительности: 1—прямой-непрерывный путь; 2, 3—аксоны ДК, не достигающие Нейных ядер; 4—окольно-непрерывный путь от ДК в вентральные тракты; 5—окольно-непрерывный путь от ДК в боковые тракты; 6—моносинаптическая связь ДК со спинно-мозжечковым трактом; 7—моносинаптическая связь ДК со спинно-цервикальным трактом; 8—мозжечок; 9—боковое шейное ядро; 10—ядра Голля; 11—вентро-латеральные ядра таламуса; 12—корковые соматические (S_1 и S_2) и ассоциативные (SA_{Ass}) поля.

натикам), но и через «окольное» продолжение аксонов ДК в боковые и вентральные тракты спинного мозга (рис. 3). Это предположение подтверждается некоторыми морфологическими данными. Показано (¹⁰), что восходящая аксонная дегенерация наступает не только в ДК после их изолированной перерезки, но и в боковых и вентральных трактах спинного мозга. Любопытно отметить также факт заметного сужения зо-

ны перерождения пучков Голля в области шейных сегментов, что, вероятно, связано с уменьшением количества длинных, прямых аксонов, достигающих второго нейрона кожно-мышечного анализатора (10). В этой связи исключительный интерес представляют морфологические данные (11), показывающие, что из всех толстых миэлинизированных волокон задних корешков, вступающих в ДК, лишь 25% синаптируют на нейронах Нежных ядер продолговатого мозга.

Описанными структурными особенностями организации связей аксонов ДК не исчерпываются возможности интраспинальных контактов афферентных систем. Электрофизиологические данные последних лет (12-14) предсказывают наличие коллатеральной, моносинаптической связи ДК с некоторыми нейронами задних рогов спинного мозга, аксонами которых формируются спинно-мозжечковый (12) и спинно-цервикальный (14) тракты.

Таким образом, наряду с «прямой-непрерывной» передачей импульсов к Нежным ядрам через ДК и «окольной-непрерывной» передачей импульсов от ДК к тем же ядрам через боковые и вентральные тракты спинного мозга, существует еще и третий—«окольно-прерывистый» или транссинаптический тип проекции ДК к ядрам Голля через заднебоковые тракты спинного мозга (рис. 3). Благодаря этой множественной интраспинальной проекции аксонов ДК, вероятно, обеспечивается коротколатентная активация соматических проекционных и ассоциативных полей коры в случае нарушения целостности ДК выше места стимуляции на 14—15 сегментов.

Институт физиологии им. академика Л. А. Орбели
Академии наук Армянской ССР

Գ. Ն. ԳՐԻԳՈՐՅԱՆ

Ողնուղեղի հետին սյունների կարճալատենտ պրոյեկցիան ուղեղի կեղևի ասոցիացիոն զոնայում

Համաձայն ընդունված տեսակետի, մաշկա-մկանային զգացողության ողնուղեղ-կեղևային սպեցիֆիկ ուղին պրոյեկցվում է գլխուղեղի սոմատիկ զգացողության առաջին և երկրորդ զոնաներում: Ինչպես ցույց են տվել էլեկտրոֆիզիոլոգիական տվյալները, այն կատարվում է ամենափոքր ձանապարհով: Դանդաղ պոտենցիալների գրանցումը ցույց է տալիս, որ այդ իմպուլսները խորանդամներից դեպի կեղև հասնում են 7—10 միլ. սեկ. ժամանակամիջոցում: Սակայն վերջինի ժամանակներս հայտնաբերված է, որ կարճալատենտ ակտիվացիան հատուկ է ոչ միայն կեղևի սպեցիֆիկ, այլև ասոցիացիոն զոնաներին:

Մեր փորձերից պարզվել է, որ, իսկապես, ասոցիացիոն զոնաներում հրահրվում են ոչ միայն երկարալատենտ, այլև կարճալատենտ բիոէլեկտրական սոմատիկ պոտենցիալներ, բացասական էլեկտրական ալիքների տատանումների ձևով: Հաշվումները ցույց են տվել, որ սպեցիֆիկ և ասոցիացիոն շրջաններից գրանցված էլեկտրական պոտենցիալների լատենտ շրջանը բարձրականում հավասար է Ավելին, որոշակի պայմաններում ասոցիացիոն շրջանների պոտենցիալներն ունեն ավելի կարճ լատենտ շրջան, քան սպեցիֆիկ շրջանները: Այս տվյալները ցույց են տալիս, որ ողնուղեղ-կեղևային սպեցիֆիկ ներվային ուղիները վերջանում են ոչ միայն կեղևի պրոյեկցիոն սոմատիկ շրջաններում, այլև ասոցիացիոն զոնաներում:

Л И Т Е Р А Т У Р А — Ч Р Ц Ц Ы П Р Ю З П Р Ъ

¹ V. Amassian, J. Neurophysiology, V. 17, p. 39 (1954). ² D. Albe-Fessard et A. Rougeul, J. Physiol., V. 48, p. 370 (1956). ³ О. Г. Баклаваджян, Физиологический журнал СССР, т. 60, стр. 149, 1965. ⁴ Р. А. Дуринян и А. Г. Полякова, ДАН СССР, т. 165, стр. 955 (1965). ⁵ А. Г. Полякова, Журнал высшей нервной деятельности, т. 17, стр. 322, 1967. ⁶ S. Anderson, Acta Physiol. Scand., V. 56, suppl. 194, 1962. ⁷ Л. С. Гамбарян, Вопросы физиологии двигательного анализатора, Медгиз, 1962. ⁸ U. Norvell and E. Wolpow, Acta Physiol. Scand., V. 66, p. 19, 1966. ⁹ O. Oscarsson and G. Rosen, J. Physiol. (London), V. 182, p. 164, 1966. ¹⁰ Г. Е. Григорян, ДАН АрмССР, т. 31, стр. 57 (1960). ¹¹ P. Glees and J. Soler. Z. Zellforsch., V. 36, p. 381 (1951). ¹² D. Lloyd and A. McIntyre, J. Neurophysiol., V. 13, p. 39 (1950). ¹³ P. Wall, In Sensory Communication, Ed. W. A. Rosenblith, p. 475, 1961. ¹⁴ A. Taub and O. Bishop, Exp. Neurology, V. 13, p. 1 (1965).