

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

УДК 612.827

Л. Л. Казарян

О представительстве кожной чувствительности в коре
 мозжечка кошки в хроническом эксперименте

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР С. А. Бакунцем 5/II 1969)

Применение электрофизиологической методики вызванных потенциалов (ВП) дало возможность выявить в коре мозжечка зону представительства кожной чувствительности, которая по данным многих исследователей занимает область заднебоковой части ипсилатеральной передней доли, ипси- и контралатеральных парамедианных долек (¹⁻⁷ и др.). Однако, такая строго ограниченная зона не выявлена некоторыми авторами (^{5, 8-10}). Поэтому вопрос анатомической локализации кожных афферентов в коре мозжечка, в настоящее время, не может считаться окончательно решенным.

Во всех приведенных работах ВП имели форму положительно-отрицательного колебания.

Так как все имеющиеся исследования проводились лишь в условиях острого эксперимента, представляет определенный интерес изучение указанного вопроса у нормальных животных.

В настоящей работе приводятся данные исследования ВП коры мозжечка на электрокожное раздражение в хроническом эксперименте, в условиях нормальной жизнедеятельности организма.

Исследования проводились на 10 кошках с хронически вживленными шариковыми серебряными электродами диаметром 1—1,5 мм, расположенными эпидурально в различных областях передней доли, заднего червя и полушарий мозжечка. Опыты начинались через 3—7 дней после операции, когда наступало практическое выздоровление животного. Однако проведены также контрольные исследования в первые часы и сутки после операции при наличии действия нембутала. В качестве раздражителя применялись прямоугольные электрические стимулы, наносимые на кожу лапок животного при помощи круглых серебряных пластинчатых электродов диаметром 7 мм.

Применялась подпороговая интенсивность раздражителя (2,5—3,5 V) — интенсивность меньше той величины, которая вызывала слегка

заметные подергивания лапки*. Использовались импульсы различной частоты (0,2—23 в сек) и длительности (0,1—2 мсек).

ВП регистрировались из всех исследуемых областей и не ограничивались зонами, соответствующими проекциям тактильной чувствительности в коре мозжечка, полученным в условиях острого эксперимента (рис. 1).

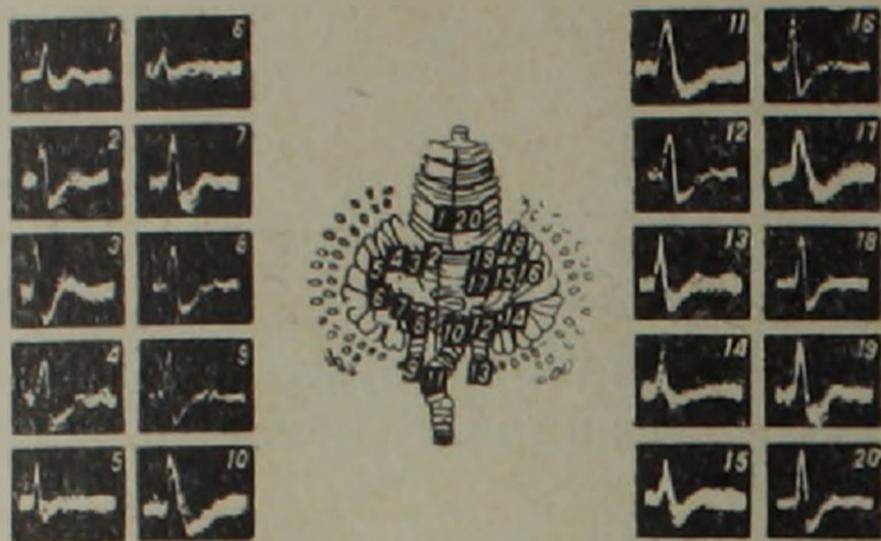


Рис. 1. Распределение вызванных потенциалов в коре мозжечка нормальной кошки на электрокожное раздражение правой передней конечности. Цифры обозначают места отведения ВП. Калибровка времени (горизонтальная линия)—25 мсек; калибровка амплитуды (вертикальная линия — 50 мкв).

Отклонение вверх — отрицательность под активным электродом. Во всех отмеченных на рисунке областях были зарегистрированы ВП также при раздражении остальных трех конечностей кошек

В большинстве случаев ВП имели форму трехфазного (иногда многофазного) колебания, основной комплекс которого представлен отрицательно-положительным отклонением, за которым следует второй отрицательный компонент с меньшей амплитудой и большей продолжительностью. Основному комплексу могли предшествовать небольшие спайкообразные отклонения или отрицательной, или положительной полярности, или отрицательно-положительные.

Эти небольшие колебания характеризовались крайней нестойкостью. И только в ответах, регистрируемых в зонах, соответствующих проекциям кожной чувствительности, выявленным в остром эксперименте, они отличались устойчивостью. Потенциалы одинаковой формы регистрировались в различных областях коры мозжечка. Наряду с этим могли наблюдаться некоторые различия между потенциалами, отводимыми в одной и той же области.

ВП, регистрируемые с целью контроля при наличии действия нембутала или не выявлялись (в состоянии очень глубокого наркоза) или регистрировались в форме положительно-отрицательного колебания и только в зонах представительства кожной чувствительности в коре мозжечка (рис. 2).

* Несмотря на эти предосторожности, мы не можем полностью исключить возможность возникновения при электрокожном раздражении дополнительной проприоцептивной импульсации, возникающей в результате изменения тонуса раздражаемых конечностей и др. причин. Этот контроль в настоящей работе не проводился.

Параметры ответа (скрытый период, амплитуда и продолжительность компонентов) обнаруживали как индивидуальные колебания, так и зависимость от функционального состояния животного и условий эксперимента.

ВП с наименьшим скрытым периодом регистрировались в зоне проекции кожных афферентов. Скрытый период при раздражении передней лапки равнялся 3—6 мсек, задней 5—9 мсек. Вне этой зоны ответы регистрировались со скрытым периодом 10—22 мсек при раздражении передней лапки и 17—30 мсек при раздражении задней лапки.

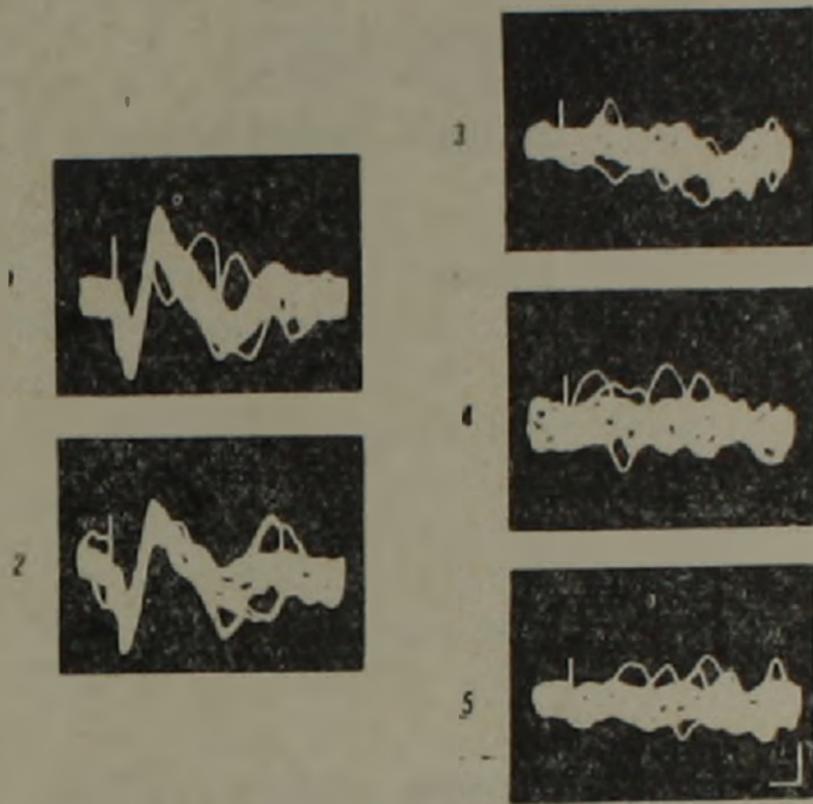


Рис. 2. Вызванные потенциалы коры мозжечка на электрокожное раздражение под нембуталом. Раздражалась левая передняя конечность. Ответы зарегистрированы в области лепестка левой парамедианной доли (1), второго лепестка (считая от первичной борозды) передней доли слева (2), ножки II правого полушария (3), пирамидки (4), ножки I левого полушария (5).

Калибровка времени (горизонтальная линия) — 25 мсек; калибровка амплитуды (вертик. линия) — 50 мкв

Амплитуда первого отрицательного компонента главного комплекса колебалась в пределах 40—230 мкв, положительного — в пределах 25—120 мкв, второго отрицательного — 20—70 мкв. Продолжительность соответственно равнялась 20—50 мсек; 30—100 мсек; 25—130 мсек.

Положительное отклонение, предшествующее главному комплексу, регистрировалось с продолжительностью 5—16 мсек, амплитудой — 20—50 мкв; отрицательное — с продолжительностью 4—10 мсек; амплитудой 20—40 мкв.

Четкие, хорошо выраженные потенциалы регистрировались в состоянии спокойного бодрствования и дремотном состоянии животного. В указанных состояниях при неизменных экспериментальных условиях, потенциалы отличались стойкостью и сохранялись в течение всего периода исследования, возникая на каждый, редко наносимый импульс. И лишь иногда длительное применение раздражения могло вызывать уменьшение амплитуды ответов.

В состоянии глубокого сна наблюдались уменьшения амплитуды ВП (рис. 3). Потенциалы значительно уменьшались или полностью исчезали

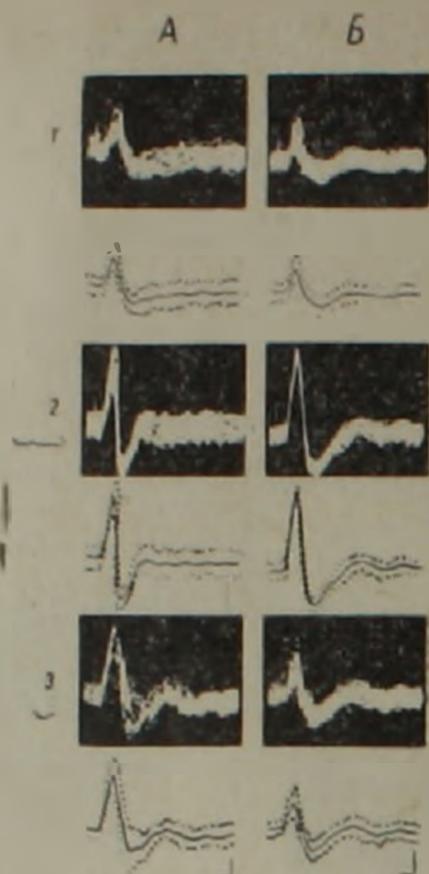


Рис. 3. Изменение вызванных потенциалов коры мозжечка на электрокожное раздражение конечности при различных функциональных состояниях, А, Б — разные экспериментальные животные.

Вызванные потенциалы в состоянии глубокого сна (A_1, B_1), дремотном состоянии (A_2, B_2), при спокойном бодрствовании (A_3), действии экстрараздражителя (B_3). Калибровка времени (горизонт. линия) — 25 мсек; Калибровка амплитуды (вертик. линия). — 50 мкв

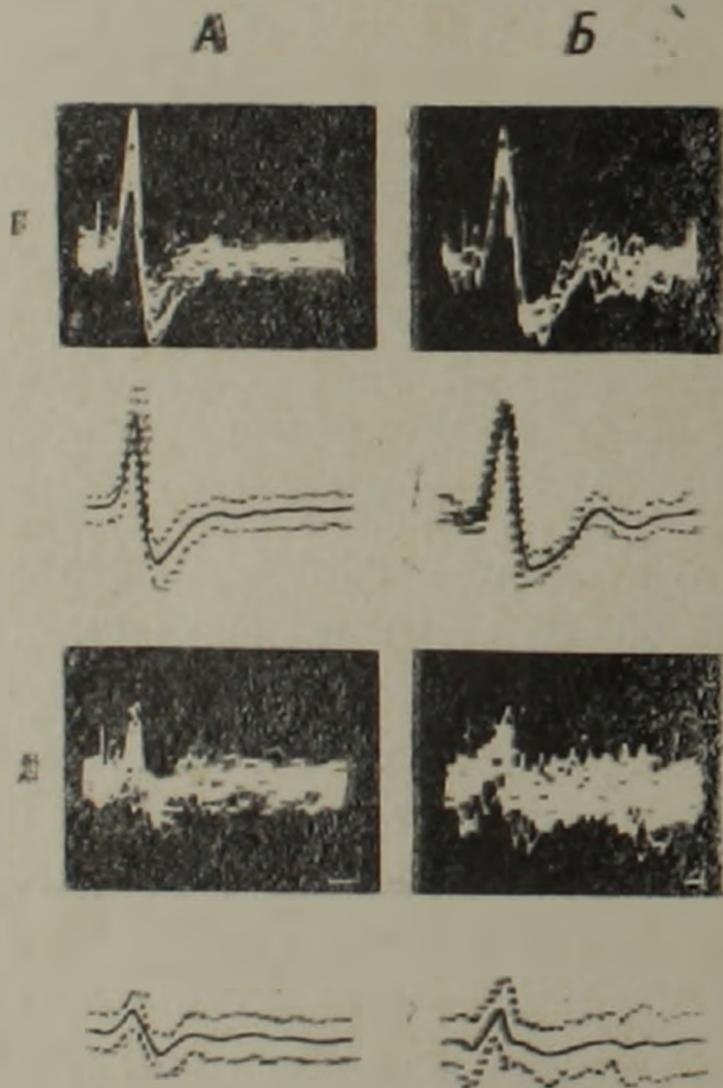


Рис. 4. Влияние движения на ВП коры мозжечка. А, Б — разные экспериментальные животные. Вызванные потенциалы в состоянии спокойного бодрствования (1) и при движении (2).

Калибровка времени — 25 мсек; калибровка амплитуды — 50 мкв

при движениях животного. Экстрараздражители, вызывающие пробуждение, а также действующие в состоянии спокойного бодрствования также вызвали уменьшение потенциалов (рис. 4).

Изучалось влияние силы, длительности и частоты раздражения на вызванные ответы. Подпороговая величина силы импульса была достаточной для вызова ответов максимальной величины. Однако она колебалась, как было отмечено выше, в больших пределах (2,5—8,5 V). Такая изменчивость подпороговой величины могла наблюдаться у одного и того же животного в разные экспериментальные дни или даже в течении одного эксперимента.

Увеличение интенсивности раздражающего импульса вызывало повышение амплитуды потенциалов. Однако нами применялась только подпороговая величина. Это было обусловлено тем, что увеличение силы раздражителя вызывало ритмические подергивания лапки, затем туловища, что сопровождалось уменьшением потенциалов, как и любое другое движение животного. Кроме того, повышение интенсивности стимула могло бы вызвать нежелательную для настоящего исследования проприоцептивную импульсацию. Увеличение длительности раздражителя также вызывало повышение амплитуды ВП. Однако по той же причине импульсы с длительностью более 2 мсек не применялись. С увеличением частоты раздражения ответы уменьшались, а затем полностью исчезали.

Отрицательный компонент главного комплекса регистрировался еще при частоте 13—16 в сек., положительный при частоте 10—13 в сек.

Наибольшую стойкость к увеличению частоты раздражения обнаруживали начальный положительный компонент, предшествующий главному комплексу в ответах, регистрируемых в зоне предательства кожной чувствительности. Этот компонент продолжал выявляться еще при частоте 23 в сек.

Ответы, регистрируемые вне зоны предательства кожной чувствительности, могли выявлять одинаковую стойкость к увеличению частоты раздражения. И, наоборот, наибольшая частота, при которой еще регистрировались ВП, могла несколько варьировать в пределах одной и той же области.

Проведенные исследования показали, что имеется обратная зависимость между средним значением суперпозированного ответа и стандартным отклонением. Наименьшее стандартное отклонение имели ВП в дремотном состоянии (3—6 мкв) и в состоянии спокойного бодрствования (1—8), так, например, при максимальной величине усредненного ответа.

В состоянии глубокого сна стандартное отклонение увеличивалось до 20—25 мкв; при движениях, действия экстрараздражителей—до 20—30 мкв. Увеличение стандартного отклонения свидетельствует об увеличении разброса кривых, составляющих суперпозированный ответ.

Таким образом, данные, полученные в хроническом эксперименте (распространенное выявление ВП по всей коре мозжечка, форма ВП с начальной отрицательностью и др.), принципиально отличаются от описанных в остром эксперименте и дают дополнительные сведения относительно афферентной системы, несущей в мозжечок кожную информацию.

Կատվի ուղեղիկի կեղևում մաշկային զգացողության ներկայացուցչության մասին խրոնիկական փորձի պայմաններում

Աշխատանքում ներկայացված են ուղեղիկի կեղևում կենդանու թաթի էլեկտրոմաշկային զրգոումից առաջացած հրահրված պոտենցիալների ուսումնասիրման վերաբերյալ տվյալները (նդհանրացված են 18 կատուների ուղեղիկի տարբեր հատվածներում (առաջնային բիլթ, հետին ոլոր և կիսագնդեր) էպիդուրալ եղանակով ներաճեցված խրոնիկական էլեկտրոդների օգնությամբ գրանցված տվյալները)։

Որպես զրգոիչ օգտագործվել են ուղղանկյունային իմպուլսներ, որոնք կենդանու թաթի մաշկին են հասցվել արծաթյա թիթեղիկներից պատրաստված էլեկտրոդների միջոցով։ Հրահրված պոտենցիալները գրանցվել են ուղեղիկի կեղևի ընդարձակ հատվածներից, որոնք չէին սահմանափակվում սուր փորձում հայտնաբերված մաշկային զգացողության պրոեկցիաների դաշտերով։ Ընչոք մեծամասնության դեպքերում հրահրված պոտենցիալները գրանցվել են եռֆազային պատասխանների ձևով սկզբնական բացասական բաղադրիչով։

Հրահրված պոտենցիալների բնույթը կախված են կենդանու ֆունկցիոնալ վիճակից և փորձի պայմաններից։

Л И Т Е Р А Т У Р А — Գ Ր Ա Կ Ա Ն Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

- ¹ R. S. Snider, A. Stowell, Fed. Proc., 1, 82, 1942. ² R. S. Snider, A. Stowell, J. Neurophysiol., 7, 331—358, 1944. ³ E. D. Adrian, Brain, 66, 289—315, 1943. ⁴ F. Bremer, V. Bonnet, J. Physiol. (Paris), 43, 662—665. ⁵ C. M. Combs, J. Neurophysiol., 17, 123—143, 1954. ⁶ F. Morin, J. V. Catalano, G. Lamarche, Am. J. Physiol., 188, 263—273, 1957. ⁷ В. В. Фанарджян, Физиол. Ж. СССР, 48, 7, 823—832 (1962) ⁸ R. S. Dow, J. Neurophysiol., 2, 543—555, 1939. ⁹ R. S. Dow, R. J. Anderson, J. Neurophysiol., 2, 363—371, 1942. ¹⁰ Ю. И. Аршавский, М. Б. Беркинблит, Физиол. Ж. СССР, 50, 4, 418—425.