

УДК 612.822.3

ФИЗИОЛОГИЯ

З. А. Ваграмян

О фоновой и вызванной активности нейронов передней лимбической коры

(Представлено академиком АН Армянской ССР С. К. Карапетяном 16/IV 1974)

Лимбическая кора (ЛК) или поясная извилина, являясь «верхним» этажом лимбической системы, занимает определенное место во всей этой системе, ответственной за мотивационно-эмоциональную деятельность поведения животного. Однако, следует отметить, что имеется очень мало работ по изучению нейрональной активности ЛК (1, 2). Это объясняется прежде всего трудным методическим подходом к медиальной поверхности коры, требующим специальной оперативной подготовки животного.

Исследования проведены на кошках под наркозом. Смесь хлоралозы (45 мг на 1 кг веса) и нембутала (10—15 мг на 1 кг веса) вводилась внутривенно. В настоящем сообщении приведены результаты исследований 80 нейронов. С целью отведения потенциалов ЛК микроманипулятор с микроэлектродом, установленный вертикально, вводился в глубину различных участков передней ЛК, через костную щель шириной 1,5 мм, просверленную параллельно сагитальному шву. С помощью рабочей карты, составленной на основании предварительных измерений на вскрытой поверхности поясной извилины, отводящий электрод погружался на известную глубину. Активность клеточных разрядов ЛК регистрировалась внеклеточно при помощи стеклянных микроэлектродов, заполненных 2 М раствором лимонно-кислого калия, диаметром кончиков 1,5—2 микрона. Потенциалы действия нейронов регистрировались на осциллографе японской установки. Единичными импульсами раздражались седалищный нерв и маммиллярные ядра гипоталамуса. Анализ нейронной активности при непрерывной записи производился посредством просчитывания числа спайков за каждые 100 мсек. На основании этих данных строились гистограммы. Локализация электродов контролировалась гистологически.

Вопрос изучения фоновой активности ЛК представляет определенный интерес для выявления общей характеристики нейрональной активности. В части опытов прослежена фоновая активность нейронов

ЛК при послойном погружении микроэлектрода в горизонтальном направлении, перпендикулярно к поверхности поясной извилины. При этом обнаружено, что в поверхностных слоях ЛК встречается мало фоново-активных единиц, разряжающихся обычно с низкой амплитудой. Уже начиная с глубины 700—800 мк чаще регистрируются «спонтанно-активные» клетки. В глубоких слоях можно наблюдать и высокоамплитудные разряды нейронов (1000 и более мкв.).

Хотя метод «горизонтального погружения» микроэлектрода дает возможность послойной регистрации структур ЛК, однако, при этом имеются затруднения с длительной регистрацией нейрона. Поэтому, для дальнейших исследований мы воспользовались методом «вертикального подхода» к ЛК. В этом случае, находящийся на расстоянии 1 мм от сагитального шва микроэлектрод на всем протяжении вертикальной полосы проходит через зону «глубоких слоев», где вероятность регистрации «спонтанно-активных» нейронов значительно выше.

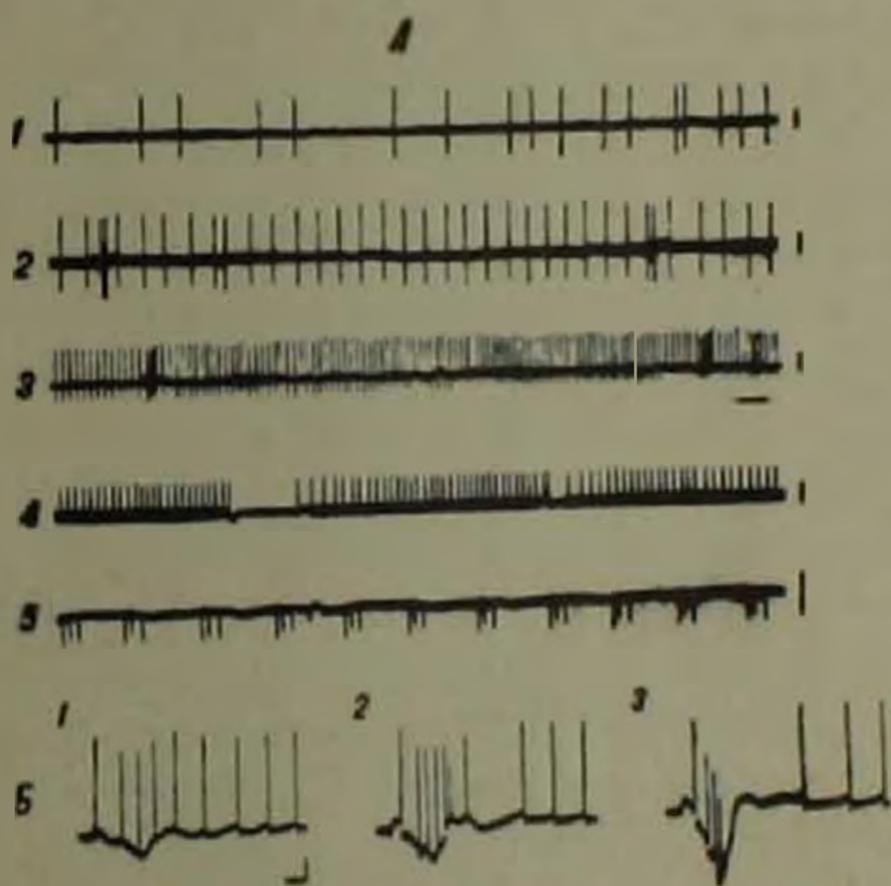


Рис. 1. Фоновая активность и импульсная реакция нейронов лимбической коры на одиночный соматический стимул

А. 1—5—импульсная активность разных нейронов ЛК; 2, 3, 4—нейроны, регулирующие на раздражение седлищного нерва; 5—нейрон, не реагирующий на раздражение седлищного нерва. Калибровка амплитуды 1 мв, времени 200 мсек.
Б. 1—3—вызванный фокальный потенциал и импульсная активность нейрона ЛК и ответ на возрастающую силу раздражения седлищного нерва. Калибровка амплитуды 500 мкв, времени 10 мсек.

Спонтанная активность нейронов ЛК представлена разрядами.

частота которых варьирует в широких пределах: импульсы могут следовать частотой от 1 имп./4 сек. до 100 имп./1 сек. Часто встречаются нейроны, разряжающиеся пачечной или групповой импульсацией. В целом, фоновая активность нейронов передних областей ЛК (поле 24, пограничные поля 24/32, 24/23) характеризуется разнообразием нейрональных разрядов. Наряду с нейронами, обладающими нерегулярной спонтанной активностью (рис. 1, А, 1), реже наблюдаются клетки с ритмической активностью (рис. 1, А, 2 и 3). Оба эти нейрона отвечают активацией на одиночный стимул, нанесенный на седалищный нерв. На рис. 1, А, 4 зарегистрирована клетка с ритмической активностью, реагирующая угнетением фоновой активности. Это явление рассматривается рядом авторов как выпадение фазы активации (2).

На рис. 1, А, 5 показана запись фоновой активности «ареактивного» нейрона, разряжающегося в данном случае пачкой импульсов, не реагирующего на соматосенсорное раздражение.

При нанесении одиночного слабого стимула на седалищный нерв, в ЛК наблюдается вызванный фокальный потенциал. В случае нейрона с ритмической активностью при слабом стимуле на фокальном потенциале регистрируется учащение фоновой ритмики клеточных разрядов (рис. 1, Б, 1). По мере увеличения силы раздражающего стимула происходит перераспределение разрядов нейрона: фаза активации совпадает с положительным колебанием вызванного фокального потенциала, а вслед за активацией появляется реакция торможения разрядов клетки или тормозная пауза (рис. 1, Б, 2), которая становится более выраженной при последующем увеличении силы раздражения (рис. 1, Б, 3).

На основании анализа нейронной активности посредством подсчитывания числа спайков за каждые 100 мсек строились усредненные постстимуляторные (PST) и индивидуальные гистограммы. На рис. 2, 1—4 показаны усредненные PST гистограммы, отражающие изменения частоты импульсации нейронов ЛК в ответ на одиночный соматический стимул. На применяемые кратковременные стимулы нейроны отвечают довольно многообразно. Однако, почти все ответы можно свести к типу «фазных» реакций, где первоначальное учащение разрядов после дачи стимула сменяется паузой в импульсации. Разнообразие реакций создается за счет выпадения тех или иных ее фаз и их выраженности. На гистограмме 1, Б (рис. 2) показана реакция нейрона, в которой после нанесения стимула раздражения имеется фаза активации, но отсутствует тормозная пауза. Реакция нейрона, где вслед за активацией следует тормозная пауза и затем восстановление прежней частоты, изображена на гистограмме 2, Б (рис. 2). Следует отметить, что хотя у части корковых нейронов после тормозной паузы имеется новое учащение спайков (3), но у большинства нейронов ЛК пауза заменяется фоновой активностью. На рис. 2, 3, Б показана реакция нейрона с первоначальным торможением. Активность «ареактивного» нейрона показана на гистограммах 4, А и 4, Б (рис. 2). С по-

мощью индивидуальных гистограмм (рис. 2, 5—6) показано, что один и тот же нейрон ЛК реагирует на одиночный соматический стимул, то наличием фазы активации (рис. 2, 5), то выпадением этой фазы (рис. 2, 6).

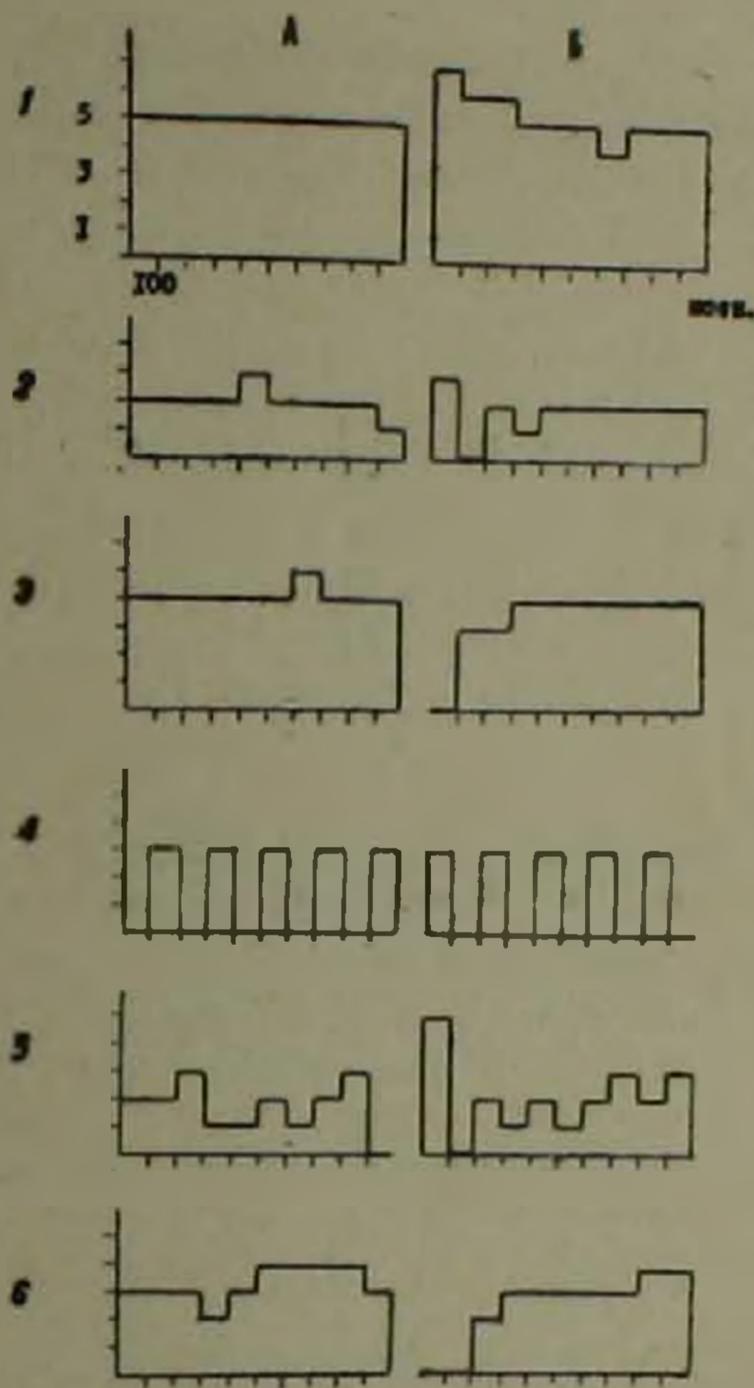


Рис. 2. Гистограммы фоновой активности нейронов ЛК. А—на протяжении 1000 мсек до нанесения одиночного стимула на седалищный нерв, Б—на протяжении 1000 мсек после нанесения стимула. 1—4—суммарные гистограммы разных нейронов 5—6—индивидуальные гистограммы одного и того же нейрона. Период счета 100 мсек. На абсциссе—время (в миллисекундах), на ординате—число импульсов

Вопрос о характере и механизме конвергенции гетеромодальных импульсов на нейронах ЛК до настоящего времени не изучен. Вопрос о проекции полимодальных афферентных импульсов в ЛК изучался нами ранее методом вызванных потенциалов (*). С целью изучения полисенсорных свойств на нейрональном уровне применялись раздражения седалищного нерва и маммилярных ядер гипоталамуса (ММ). Из 40 испытанных на оба раздражителя нейронов бимодальными оказались 28, что составляет 70%. В ответ на одиночный стимул обеих

модальностей регистрируется вызванный фокальный потенциал с нейрональными разрядами. При воздействии стимулов различной модальности наблюдается большое разнообразие ответов одного и того же нейрона. Так, например, фоновый нейрон, зарегистрированный в поле 24 на глубине 9 мм от поверхности коры, в ответ на пороговый одиночный стимул седлищного нерва разряжался пачкой импульсов со скрытым периодом 21 мсек. Тот же нейрон, в ответ на пороговое раздражение ММ отвечал одиночным разрядом со скрытым периодом 7 мсек.

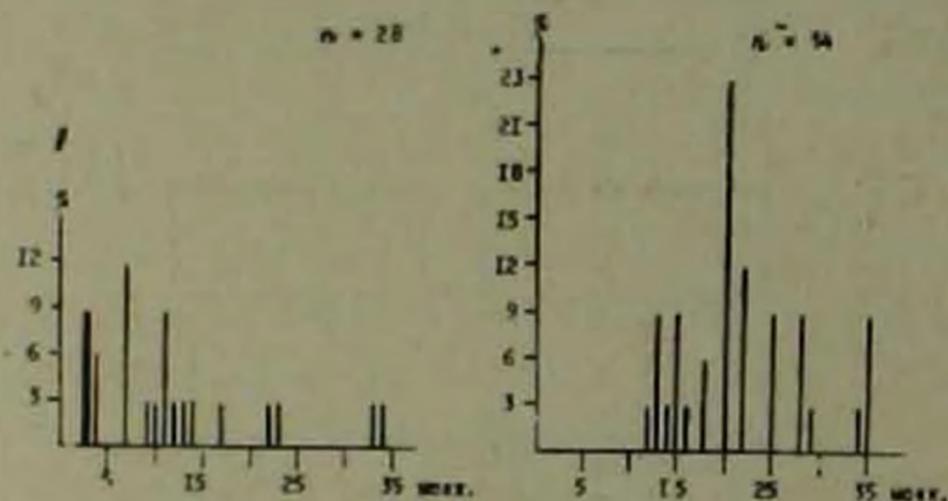


Рис. 3. Гистограммы распределения скрытых периодов импульсной активности нейронов ЛК на одиночные стимулы двух модальностей. 1—при раздражении маммиллярных ядер гипоталамуса; 2—при раздражении седлищного нерва. На абсциссе—время (в мсек), на ординате—число нейронов (в %); n —количество нейронов.

Учитывая, что скрытые периоды корковых нейрональных реакций обладают относительным постоянством⁽⁵⁾, интересно сопоставить гистограммы скрытых периодов или иначе, графиков последовательности вовлечения нейронов в ответную реакцию на стимул при раздражении ММ (рис. 3, А, 1) и при раздражении седлищного нерва (рис. 3, А, 2). При этом можно увидеть следующее: если по оси абсцисс отложены значения скрытых периодов, а по ординате—частота встреч электрода с нейронами, то наиболее чаще встречающимися (т. е. составляющие количественно наибольшее число) при стимуляции ММ являются нейроны ЛК, разряжающиеся со скрытым периодом 7 мсек. При раздражении седлищного нерва чаще регистрируются нейроны со скрытым периодом 20 мсек. Что же касается разброса скрытых периодов реакций у различных нейронов, то принято думать, что он свидетельствует о дисперсии поступления информации с периферии. Высказано предположение⁽⁶⁾, что помимо вышесказанного, разброс скрытых периодов указывает и на передачу возбуждения в самой коре.

Несмотря на разнообразие ответов нейронов ЛК, мы не пытаемся классифицировать их на типы, придерживаясь точки зрения, что

нейрон имеет широкие возможности для участия в системе интеграции и, вероятно, не следует думать об изначальной способности нейрона реагировать на данный вид раздражения только определенным образом. В целом, нейроны ЛК могут быть разделены на две основные группы: «спонтанно-молчащие» или клетки с низким уровнем спонтанной активности, располагающиеся преимущественно в поверхностных слоях ЛК и «фоново-активные» клетки, регистрируемые в пределах нижних слоев. Наши электрофизиологические данные согласуются с имеющимися морфологическими описаниями (7). Переднее лимбическое поле L_2 имеет небогатую клетками кору. По форме и размерам клеток оно ясно подразделяется на 2 этажа: верхний, с мелкими клетками округлой формы и нижний, где преобладают более крупные клетки неправильной формы. Имеются указания (8, 9), что в слоях V и VI нейроны дифференцированы лучше, чем в верхних слоях. Можно думать, что два этажа должны нести разные функции, учитывая, что структурная дифференциация мозга коррелирует с соответствующей функциональной дифференциацией.

Характеризуя цифровыми показателями активность нейронов передней ЛК укажем, что 33% составили спонтанно-активные клетки, отвечающие «фазным» типом реакций в ответ на одиночный соматический стимул. 15% спонтанно-активных клеток реагировало фазой торможения на кратковременный соматический стимул. Клетки с низким уровнем спонтанной активности и «фоново-молчащие» нейроны составили 52%.

Интересно отметить, что «спонтанно-молчащие» клетки передней ЛК, как правило, отвечают на раздражение ММ с наиболее коротким скрытым периодом (в пределах от 2,5 до 7 мсек). По-видимому, реализация кратчайшей информации между нейронами передней ЛК и ММ осуществляется именно при участии «спонтанно-молчащих» клеток ЛК.

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

2. Ա ՎԱՆՐԱՄՅԱՆ

Գլխուղեղի լիմբիկ կեղևի նեյրոնային ակտիվության մասին

Սուր փորձերի պայմաններում, կատունների մոտ, հետազոտվել է լիմբիկ կեղևի բջիջային ակտիվությունը նստաներվի և հիպոթալամուսի մամմիլյար կորիզների գրգռման ժամանակ:

Երբ հետազոտությունները ցույց են տալիս, որ բջիջների 70% հանդիսանում են «երկմողայի» նեյրոններ, որոնք կարող են պատասխանել օգտափորձած երկու տեսակի գրգռիչներին:

«Սպոնտան» ակտիվություն ունեցող նեյրոնների 33% պատասխանում են սոմատիկ գրգռին «ֆազիկ» ձևով:

«Սպոնտան» ակտիվություն ունեցող նեյրոնների 15% սոմատիկ գրգռման ժամանակ արգելակվում են:

52% կազմում են այսպես կոչվող «լուսկյաց» նեյրոնները և այն բջիջները, որոնք ունեն «սպոնտան» ակտիվության ցածր մակարդակ:

ЛИТЕРАТУРА — Վ Ր Ա Վ Ա Ն ՈՒ Ք Յ ՈՒ Ն

- ¹ K. L. Casey, M. Suenod, P. D. MacLean, J. Neurophysiol., 28, 6, 1118 (1965).
- ² M. Suenod, K. L. Casey, P. D. MacLean, J. Neurophysiol., 28, 6, 1101 (1965).
- ³ И. Н. Кондратьева, В кн.: Исследование организации нейронной деятельности в коре больших полушарий головного мозга, М., 1971. ⁴ О. Г. Баклавджян, З. А. Багрян, «Нейрофизиология», 2, № 5, 451, 1970. ⁵ М. Н. Ливанов, В кн.: Исследование организации нейронной деятельности в коре больших полушарий головного мозга, М., 1971. ⁶ М. Н. Ливанов, В кн.: Проблемы современной нейрофизиологии, М.—Л., 1965. ⁷ О. С. Адрианов, Т. А. Меринг, Атлас мозга собаки, М., 1959. ⁸ И. А. Замбрицкий, Лимбическая область большого мозга, М., 1972. ⁹ И. А. Замбрицкий, «Архив анатомии, гистологии и эмбриологии», XXX, 2, 39, 1958.