

УДК 612.825+612.014.42

З. А. ВАГРАМЯН, В. А. СКОБЕЛЕВ

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ВЫЗВАННЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ
ЛИМБИЧЕСКОЙ КОРЫ КОШКИ

В остром опыте у наркотизированных кошек в ответ на периферическое раздражение в лимбической коре регистрируются вызванные потенциалы, сходные по природе с ассоциативными ответами. Выявлено своеобразное действие синаптоактивных веществ (ГАМК, стрихнин, атропин, КС1) на сенсорный вызванный ответ и на прямой ответ лимбической коры. При послышной регистрации обнаружено, что знак потенциала вызванного ответа не реверсирует на всем протяжении поперечника лимбической коры.

В предыдущих исследованиях нами было показано, что в лимбической коре (ЛК) кошки в условиях наркоза, а также у безнаркотных животных при афферентном раздражении регистрируется в большинстве случаев трехфазный комплекс потенциалов с начальной отрицательной волной [1, 7]. Поскольку по своему функциональному значению, т. е. по способности реагировать на раздражения различной модальности, медиальная поверхность коры, в частности ЛК, причисляется рядом авторов к ассоциативной коре [4, 21, 22, 25], имеется основание полагать, что регистрируемый нами потенциал принадлежит к типу ассоциативных ответов.

Несмотря на то, что в последнее время внимание исследователей все больше привлекают характеристика и генез электрических ответов различных областей ассоциативной коры, электрофизиологический анализ ответов ЛК значительно отстает. К тому же в современной литературе недостаточно сведений о морфологии и функции ЛК, что затрудняет интерпретацию экспериментальных данных.

В настоящем сообщении приводится ряд фактов, указывающих на некоторые особенности вызванных потенциалов (ВП) ЛК.

Опыты проводились на 37 взрослых кошках при глубоком хлоралозовом наркозе (80—100 мг/кг внутривенно), в редких случаях с добавлением небольшого количества нембутала (10—15 мг внутривенно). По описанной ранее методике [7] после удаления одного полушария обнажалась поясная извилина противоположного полушария. Потенциалы лимбических полей 32, 24, 23 отводились моно- и биполярно при помощи пуговчатых серебряных электродов диаметром 0,2—0,3 мм. Относительный электрод вбивался в носовую кость. Для получения ВП в ЛК центральный конец седалищного нерва раздражался одиночными прямоугольными стимулами, пороговым напряжением, длительностью

0,1—0,5 мсек. от генератора с радиочастотным выходом, с выходом для синхронизации развертки.

Глубинное отведение ВП ЛК осуществлялось вольфрамовым изолированным электродом с диаметром активного кончика 30 мк. Расположение электрода определялось по показаниям микроманипулятора, закрепленного в горизонтальном положении перпендикулярно к поверхности поясной извилины.

При регистрации прямых корковых ответов (ПКО) для отведения дендритных потенциалов и раздражения соседних точек поверхности ЛК употреблялись серебряные электроды диаметром 0,5 мм. Регистрация потенциалов производилась монополярным способом. Расстояние между активным отводящим и раздражающими электродами не превышало 6 мм. Раздражение производилось прямоугольными импульсами от стимулятора с радиочастотным выходом. Биопотенциалы регистрировались на экране катодного осциллографа. Использовался усилитель переменного тока с симметричным входом. Регистрация производилась в режиме ждущей развертки. С целью анализа сенсорных ВП и ПКО применялись гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), стрихнин, атропин и КСl, которые апплицировались на медиальную и латеральную поверхность коры с помощью фильтровальной бумаги.

В ЛК кошки (поле 24 и 23) регистрируется многокомпонентный потенциал при раздражении соматических нервов, висцерального нерва, а также при стимуляции определенных структур гипоталамуса и ретикулярной формации среднего мозга. Эти ВП отличаются продолжительностью и скрытыми периодами [1], имея в общих чертах сходную конфигурацию с начальной электроотрицательностью, регистрируемой при моно- и биполярном способе отведения.

Однако в отличие от поля 24 соматический потенциал, регистрируемый во фронтальном поле 32, начинается с положительного колебания (рис. 1, А), в то время как при приходе того же импульса в поле 24 потенциал имеет выраженную начальную негативную волну (рис. 1, Б). Это различие конфигураций ответов смежных зон ЛК, по-видимому, обусловлено структурными особенностями полей 32 и 24: одним из основных морфологических отличий этих полей является отсутствие IV зернистого слоя в поле 24 и наличие его в поле 32 [6, 10].

Отличительной особенностью ВП ЛК и, в частности, его начальной негативной волны является «устойчивость» по отношению к различным воздействиям, в том числе к действию синаптоактивных веществ. На рис. 2, А2 показан эффект действия 1%-ного раствора ГАМК на ВП ЛК, где начальное отрицательное колебание не реверсирует в отличие от действия тех же доз ГАМК на отрицательную фазу первичного ответа (ПО) первой соматосенсорной зоны коры (рис. 2, Б2). Отсутствие «специфического» действия ГАМК установлено и в отношении ассоциативного ответа латеральной коры [1]. Очевидно, сходство действия ГАМК в отношении ассоциативных ответов медиальной и латеральной поверхностей коры указывает на единый генез отрицательных компонен-

тов этих потенциалов. Аналогичная «устойчивость» ответа ЛК выявлена и в отношении действия 1-, 3-, 5%-ного атропина, а также больших доз КСИ (10—20%), локально апплицируемых на поверхность поля 24. Можно думать, что эти ассоциативные ответы медиальной коры могут быть отнесены к ряду непервичных ответов латеральной коры, проявляющих резистентность к синаптоактивным веществам [2, 11].

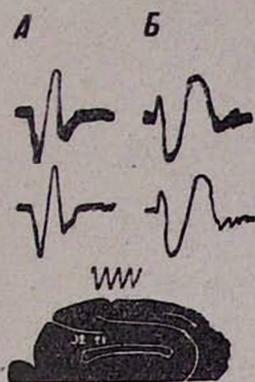


Рис. 1. Вызванные потенциалы смежных зон ЛК. А—ВП поля 32, Б—ВП поля 24, верхние кривые—суперпозиция 5 кадров, нижние кривые—одиночный потенциал. На схеме указаны поля ЛК. Калибровка амплитуды 50 мкв, калибровка времени 20 мсек. На всех рисунках отклонение луча вниз соответствует положительному колебанию потенциала.

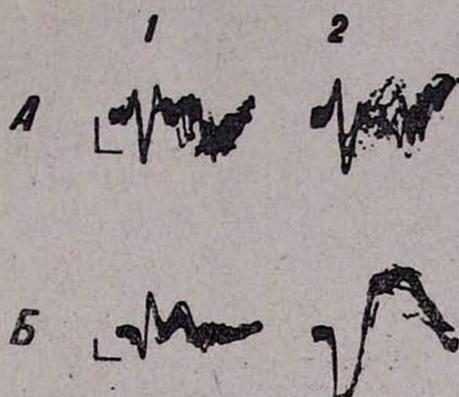


Рис. 2. Действие ГАМК на ВП медиальной и латеральной коры больших полушарий. 1—ВП в норме, 2—ВП после аппликации 1%-ной ГАМК, А—ВП ЛК (поле 24), Б—ПО первой соматосенсорной зоны коры. Калибровка амплитуды 50 мкв, калибровка времени 20 мсек.

Послойный анализ ВП ЛК показал, что знак потенциала ЛК не реверсирует на протяжении 2000 мк при прохождении игольчатым электродом вдоль коркового слоя поясной извилины (рис. 3, А), в то время как на том же препарате при соблюдении одинаковых условий отведения потенциала при послойной регистрации ПО соматосенсорной зоны S_1 была зарегистрирована реверсия начальной положительной фазы на глубине 900 мк (рис. 3, Б). В последнее время в разных областях латеральной коры при фокальной регистрации обнаружены вызванные ответы, не испытывающие реверсии знака потенциала или начальной его фазы [3, 8, 17 и др.]. Имеются разные мнения о причинах отсутствия реверсии знака этих потенциалов при погружении электрода в толщу коры. Известно, что нейронная организация многомодальных образований значительно сложнее правильной структурной ориентации элементов проекционных зон, позволяющих обнаружить диполи в коре с помощью реверсии знака потенциала поля. Одной из морфологических особенностей разномодальных структур, в частности ассоциативных образований, является широкое распространение окончаний волокон по различным слоям коры. В такой системе хлоралоза, по-видимому, способствует осуществлению дисперсного афферентного залпа по попереч-

нику коры. Кроме того, по мнению ряда авторов, многомодальным образованиям свойственно наличие клеток, образующих бесчисленные замкнутые цепи нейронов, создающих, вероятно, сложные электрические поля [5, 12 и др]. Поэтому в настоящее время трудно дать полное объяснение отсутствию реверсии знака потенциала электрического поля ЛК.

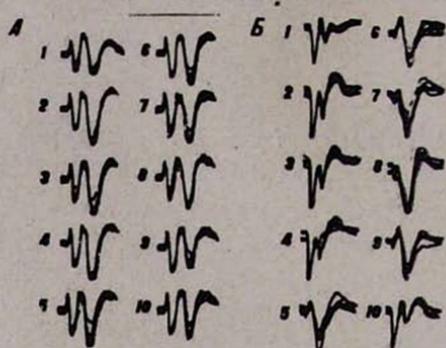


Рис. 3. Послойная регистрация соматического ВП ЛК (поле 24). А—ВП ЛК при послойном отведении, 1—отведение с поверхности, 2—ВП на глубине 400 мк, 3—600 мк, 4—800 мк, 5—1000 мк, 6—1200 мк, 7—1400 мк, 8—1600 мк, 9—1800 мк, 10—2000 мк; Б—ПО первой соматосенсорной зоны коры, 1—отведение с поверхности, 2—ВП на глубине 200 мк, 3—400 мк, 4—600 мк, 5—800 мк, 6—900 мк, 7—1200 мк, 8—1800 мк, 9—900 мк, 10—отведение с поверхности. Калибровка амплитуды 25 мкв, калибровка времени 20 мсек.

В связи с анализом происхождения начального отрицательного колебания ВП ЛК возник вопрос: чувствителен ли отрицательный потенциал ПКО ЛК к действию ГАМК. В 9 опытах были получены ПКО ЛК. Наши опыты показали, что ПКО медиальной поверхности коры (поясная извилина) вызываются труднее, чем ПКО, регистрируемые с латеральной поверхности (супрасильвиевая извилина). Очевидно, это обусловлено морфологическими особенностями ЛК. По данным И. А. Замбрицкого [9], нейроны поясной извилины организованы проще, чем нейроны лобной и теменной областей: лимбические нейроны отличаются бедностью дендритных ветвлений. Примитивная организация этих нейронов проявляется и в том, что дендриты плохо или вовсе не дифференцируются на верхушечные и базальные, они распределяются радиарно во все стороны от сомы клетки.

Стимул пороговой величины вызывает в соседней точке отрицательную волну (рис. 4, А1). Увеличение силы раздражения приводит не только к увеличению амплитуды ПКО (рис. 4, А2), но и возникновению добавочного колебания на основной отрицательной волне ПКО ЛК (рис. 4, А3), а также к появлению положительного колебания (вслед за начальной отрицательностью), которое обусловлено синаптическим возбуждением глубоких слоев коры [16]. При уменьшении расстояния между отводящими и раздражающими электродами можно наблюдать сокращение скрытого периода ПКО (рис. 4, А4).

Относительно механизма возникновения ПКО новой коры в настоящее время наиболее вероятно предположение о местном возбуждении аксо-дендритических синапсов при прямом приложении электрического тока к поверхности коры [13, 20]. Пост-синаптический потенциал верхушечных дендритов регистрируется на поверхности коры в виде отрицательной волны [15, 18]. При этом не исключена возможность прямого возбуждения дендритов под раздражающими электродами [19].

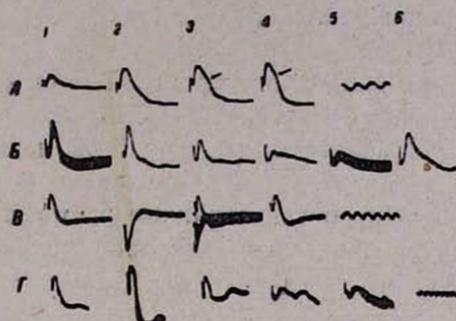


Рис. 4. Прямые корковые ответы ЛК. А—изменение ПКО ЛК при разных условиях отведения и раздражения (оп. 103), А1—ПКО ЛК при пороговой силе раздражения (1 в), А2, А3—ПКО ЛК при увеличенной силе раздражения (1,5 в), А4—уменьшение скрытого периода ПКО ЛК при приближении отводящего электрода к раздражающим; Б—эффект угнетения ПКО ЛК при аппликации 1%-ной ГАМК на ЛК (оп. 99), Б1—ПКО в норме (суперпозиция), Б2—тот же потенциал, одиночный кадр, Б3, Б4—спустя 1—2 мин. после аппликации ГАМК, Б5—тот же потенциал (суперпозиция), Б6—восстановление амплитуды ПКО после промывания физиологическим раствором; В—эффект реверсии ПКО при аппликации 3%-ной ГАМК на ЛК (оп. 86), В1—ПКО ЛК в норме, В2—реверсия знака ПКО после действия ГАМК, В3—тот же потенциал (суперпозиция) и одиночный кадр восстановленного потенциала, В4—восстановленный ПКО ЛК; Г—действие 0,1%-ного стрихнина на ПКО ЛК (оп. 96), Г1—ПКО в норме, Г2—ПКО ЛК после аппликации стрихнина на ЛК (суперпозиция), Г3—восстановленный ПКО после промывания физиологическим раствором. Калибровка для Б и В одна и та же. Калибровка амплитуды 50 мкв, калибровка времени 20 мсек.

Изучение влияния ГАМК на ПКО показало, что 1%-ный раствор ГАМК в основном оказывает угнетающее действие на ПКО ЛК (рис. 4, Б3, Б4, Б5) в отличие от его действия на ПКО латеральной коры, где, как и в наших опытах, он чаще вызывает реверсию отрицательного колебания. После промывания коры физиологическим раствором ПКО ЛК восстанавливается в амплитуде (рис. 4, Б6). В редких случаях можно наблюдать эффект реверсии знака ПКО при аппликации 3%-ного раствора ГАМК на поверхность ЛК под отводящим электродом (рис. 4, В2, В3). Промывание физиологическим раствором восстанавливает ПКО (рис. 4, В4). На рис. 4, Г2 представлено действие 0,1%-ного раствора стрихнина на ПКО ЛК.

Действие ГАМК на ПКО латеральной поверхности коры по разному интерпретируется разными авторами. Мы склонны придерживаться мнения Голдринга и О'Лири [23], Джаспера [24], Ройтбака [14], объясняющих извращение знака потенциала при действии ГАМК на поверхность коры как «эффект поля». Определенные концентрации ГАМК подавляют деятельность верхушечных дендритов вследствие блокирования расположенных на них синапсов. При этом синаптически возбуждаются элементы глубоких слоев коры вследствие антидромного проведения возбуждения в волокнах 1-го слоя [14]. Таким образом, наблюдаемый положительный потенциал после аппликации ГАМК отражает возбуждение глубоких слоев коры.

В наших опытах 1%-ный раствор ГАМК, избирательно блокируя аксо-дендритные синапсы, угнетал ПКО ЛК в основном без изменения знака потенциала. Мы полагаем, что структуры медиальной и латеральной поверхностей, генерирующие ПКО, отличаются различным порогом возбуждений: примитивно организованные элементы ЛК имеют более высокий порог возбуждения, что, очевидно, обуславливает отсутствие реверсии знака ПКО ЛК.

В ы в о д ы

1. В смежных зонах ЛК (поле 32 и 24) при прохождении одного и того же соматического импульса регистрируются потенциалы с начальными компонентами противоположных знаков.

2. Сложный трехфазный потенциал (поле 24) с начальным отрицательным колебанием оказывается «устойчивым» по отношению к синаптоактивным веществам: 1—2%-ному раствору ГАМК, 1—5%-ному атропину, а также к большим дозам КСI.

3. Послойный анализ ВП ЛК (поле 24) показал, что при прохождении игольчатым электродом вдоль коркового слоя поясной извилины на протяжении 2000 мк знак потенциала ЛК не реверсирует и сохраняет свою негативно-позитивно-негативную конфигурацию по всему поперечику коры с незначительными изменениями амплитуды.

4. Вызов ПКО ЛК, а также действие ГАМК на эти потенциалы показали, что структуры поясной извилины, генерирующие ПКО, имеют высокий порог возбуждения, по сравнению с элементами латеральной коры (супрасильвиевая извилина), что согласуется с данными морфологии о примитивном построении нейронов и дендритных ветвлений ЛК.

Չ. Ա. ՎԱՀՐԱՄՅԱՆ, Վ. Ա. ՍԿՈՐԵԼԵՎ

ԿԱՏՎԻ ԼԻՄԲԻԿ ՈՒՂԵՂԻ ՀՐԱՀՐՎԱՄ ՊՈՏԵՆՑԻԱԼՆԵՐԻ ՈՐՈՇ
ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Լիմբիկ կեղևի հրահրված սոմատիկ պոտենցիալների ուսումնասիրության ժամանակ հայտնաբերվել են հետևյալ առանձնահատկություններ:

Ցույց է տրվել, որ երբ սոմատիկ իմպուլսը հասնում է լիմբիկ կեղևի երկու հարակից շրջանները (32 և 24), այդ շրջաններից գրանցվում են պատասխաններ, որոնք ունեն տարրեր սկզբնապոտենցիալներ:

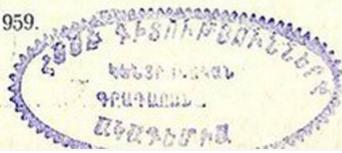
Բացահայտվել է, որ 24-րդ դաշտի պոտենցիալը ցուցաբերում է որոշ կայունություն ԳԱՄԿ-ի, ատրոպինի և այլ նյութների հանդեպ:

Պոտենցիալների ուսումնասիրությունը ըստ կեղևի շերտերի ցույց է տվել, որ երբ էլեկտրոդը գտնվում է 2000 միկրոն խորության վրա, ռեվերսիայի երևույթ չի նկատվում:

Լիմբիկ ուղեղի ղեկորիտային պոտենցիալների ուսումնասիրությունը ցույց է տալիս, որ այդ հատվածի էլեմենտներն ունեն զրգման բարձր շեմք, որը վկայում է ուղեղի այդ հատվածի նեյրոնների և ղեկորիտների պարզ կառուցվածքի մասին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Баглаваджян О. Г. и Ваграмян З. А. Нейрофизиология, 1970, 2, 5, стр. 451.
2. Батуев А. С. Физиологический журнал СССР, 1968, 54, 6, стр. 659.
3. Батуев А. С. и Пирогов А. А. Физиологический журнал СССР, 1970, 56, 4, стр. 518.
4. Беллер Н. Н. и Мусящикова С. С. Физиологический журнал СССР, 1965, 51, 8, стр. 918.
5. Беритов И. С. В кн.: Структура и функции коры больших полушарий. М., 1969.
6. Блинков С. М. В кн.: Руководство по неврологии. М., 1960, стр. 109.
7. Ваграмян З. А. ДАН Арм. ССР, 1969, 48, стр. 251.
8. Дуринян Р. А. и Полякова А. Г. Физиологический журнал СССР, 1967, 53, 8, стр. 865.
9. Замбрицкий И. А. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1958, 35, 2, стр. 39.
10. Кононова Е. П. В кн.: Руководство по неврологии. М., 1960, стр. 89.
11. Куланда К. М. В сб.: Интегративная деятельность нервной системы в норме и патологии. М., 1968.
12. Леонтович Т. А. Тезисы докладов 21-го совещания по проблемам высшей нервной деятельности. Л., 1966, стр. 177.
13. Ройтбак А. И. Труды Института физиологии АН Груз. ССР, т. 9. Тбилиси, 1953, стр. 97.
14. Ройтбак А. И. В сб.: Центральные и периферические механизмы нервной деятельности. Ереван, 1966, стр. 365.
15. Ройтбак А. И. и Ониани Т. Н. Физиологический журнал СССР, 1967, 53, стр. 251.
16. Ройтбак А. И. В кн.: Общая и частная физиология нервной системы. Л., 1969.
17. Сторожук В. М., Владимирова И. А., Козырева Т. В., Неделькина С. В. Высшая нервная деятельность, 1968, 18, 6, стр. 1017.
18. Экклс Дж. В кн.: Физиология нервной клетки. М., 1959.
19. Экклс Дж. В кн.: Физиология синапсов. М., 1966.



ՈՐ. 4699

20. *Bishop G. H. a. Clare M. H. J. Neurophysiol.*, 1953, 16:1.
21. *Bruner F. J. Physiol. (France)*, 1965, 57, 12, 1.
22. *Chernigovskii V. N. a. Mustahichkova S. S. J. Neurophysiol.*, 1966, 29, 565.
23. *Goldring S. a. O'Leary J. H. J. Fed. Proc.*, 1960, 19, 612.
24. *Jasper H. H.* In: *Inhibition in the nervous system and gamma-aminobutyric acid.* Oxford—New-York—London—Paris, 1960, 544.
25. *Thompson R. F., Smith H. E. a. Blis D. J. Neurophysiol.*, 1963, 26, 365.