

Ю. ГРУОДИС, А. ГУТМАН, А. КУРАС, В. МИЛДАЖИС,
В. МИЛЮКАС, В. МИЦКЕНЕ, К. МУЦКУС

КВАНТ Э.Э.Г. (ПОНЯТИЕ, ОЦЕНКА ВЕЛИЧИНЫ, РЕГИСТРАЦИЯ)

(Представлено академиком В. П. Черниговским 16 VIII 1971)

1. Обычно подразумевается, что элементарный импульс э.э.г. создается постсинаптическим потенциалом (п.с.п.) одной первичной клетки. Это неверно в смысле стохастической структуры э.э.г., так как, с одной стороны, составной п.с.п. клетки состоит из многих индивидуальных сигналов, вызванных отдельными афферентными спайками, с другой стороны, один спайк в афферентном аксоне вызывает одновременно индивидуальные п.с.п. в большом числе нейронов. Таким образом, отводящий электрод регистрирует элементарный импульс — внеклеточное отражение большого количества индивидуальных п.с.п., синхронно возникших в разных клетках в ответ на один афферентный спайк. Назовем этот элементарный импульс квантом э.э.г. Понятие кванта родственно понятию двигательной единицы э.м.г., с той лишь разницей, что двигательная единица определяется в основном синхронными потенциалами действия мышечных волокон.

2. Попробуем ориентировочно оценить амплитуду кванта э.э.г. в разных ситуациях. Начнем с величины дипольного момента, создаваемого синхронными в.п.с.п. на однонаправленно ориентированных длинных дендритах. Синапс, как источник внеклеточного поля, эквивалентен заряду $\rho i / 4\pi$, где i — сила тока через субсинаптическую мембрану, ρ — удельное сопротивление ткани (¹). Синаптический ток вытекает из ткани, в среднем, на расстоянии постоянной длины дендрита (λ) от синапса, поэтому дипольный момент одного синапса примерно равен $\rho i \lambda / 4\pi$. Если афферентный аксон оканчивается N синапсами, то диполь кванта равен $P = N / 4\pi \rho i \lambda$.

N для 1а афферентов кошки оценивается в 10^3 (²), мышечное волокно мозжечка кошки, согласно пересчету данных (³), имеет даже $7 \cdot 10^3$ синапсов. $\rho \approx 300$ ом·см (⁴), $\lambda \approx 10^{-2}$ см (⁵). Для оценки i воспользуемся сведениями об индивидуальных в.п.с.п. в мотонейронах кошки (²). Индивидуальные в.п.с.п., вызванные приходом одного 1а спайка, колеблются от 10 до 600 мв. Наибольшие из них характеризуют синапсы, оканчивающиеся близко к соме. Индивидуальные в.п.с.п. состоят из одного или нескольких унитарных, вызванных возбуждением одного синапса. Поэтому разумно принять унитарный в.п.с.п. близкого к соме синапса равным 100 мв. Входное сопротивление мотонейрона имеет порядок 1 Мом (⁶), следовательно, $i \approx 100$ мв / 1 Мом = 10^{-10} а.

Итак, аксон с параметрами 1а афферента создает на одинаково ориентированных дендритах диполь, грубо оцениваемый в 300 мв·мм². На макроэлектроде, центр которого находится на расстоянии (r) в 1 мм от диполя, возникает приблизительно потенциал $U = P / r^2 \approx 3$ мв. Мы пренебрегли несущественным для наших грубых оценок влиянием ориентации диполя. Удаление микроэлектрода может быть значительно меньше, например, вблизи от зоны ветвления аксона; когда для ориентировочных оценок мы все еще будем пользоваться дипольным приближением, можно считать, что $r = \lambda$, тогда $U \approx N \rho i / 4\pi \lambda \approx 1/3$ мв.

Такая оценка вселяет надежду на возможность регистрации кванта э.э.г. методами выделения сигнала из шума.

3. Для регистрации кванта э.э.г. использовали специализированную вычислительную машину АТАС-401 фирмы «Nihon Kohden». Развертка накопительного устройства длительностью 62,5 мсек., реже 31,25 мсек., запускалаь в момент появления афферентного спайка, регистрируемого микроэлектродом.

В зрительном бугре лягушки при помощи микроэлектродов с платиновой наплеткой (¹) регистрировали спайки аксонов зрительного нерва, сти-

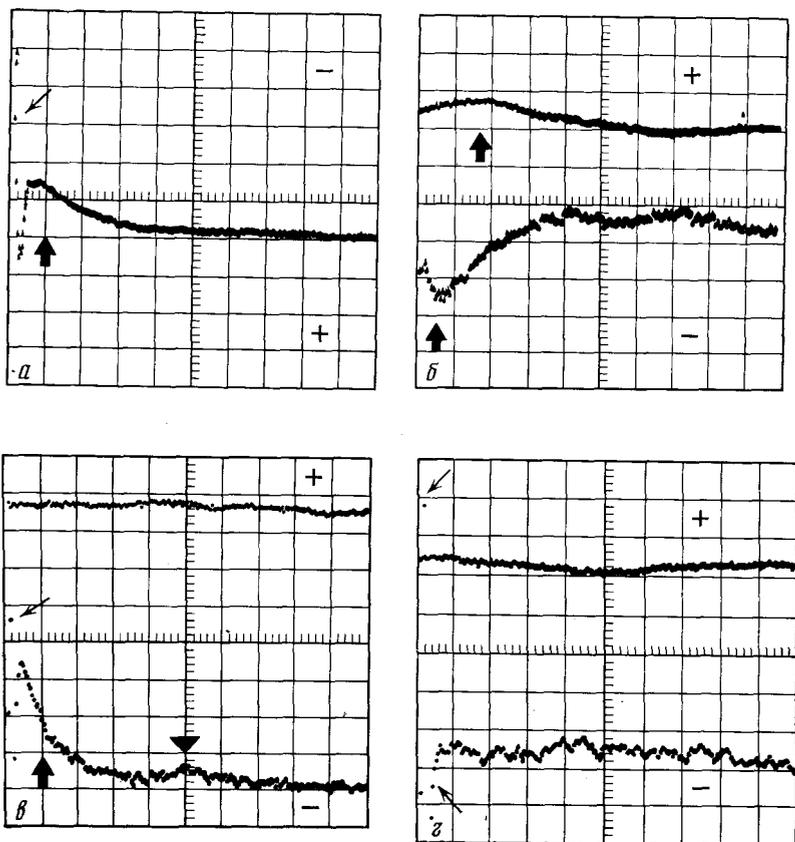


Рис. 1. Квант э.э.г. *а* — усредненный фокальный микроэлектродный сигнал зрительного бугра лягушки. Число накоплений 2000. *б, в, г* — усредненные эпициальные макроэлектродные (вверху) и фокальные микроэлектродные (внизу) сигналы моторной коры кролика. Число накоплений 1000. Квант э.э.г. показан жирными стрелками, спайк — тонкими, полисинаптический сигнал — треугольником. Искаженное отображение кванта видно на верхней кривой рис. *б, г*; на микроэлектродной записи — только отрицательный спайк, на макроэлектродной — только артефакт спайка. Амплитуда полисинаптического сигнала (*в*) при дальнейшем накоплении значительно возросла. Длительность развертки 62,5 мсек. Постоянная времени усилителей: *а* — 15 мсек; *б, в, г* — 0,3 сек. Цена малого вертикального деления: *а* — 3,0 мв, *б*: для верхней кривой — 1,56 мв, для нижней — 1,5 мв; *в, г*: для верхней кривой — 3,6 мв, для нижней — 4 мв

муляцию которых осуществляли в соответствии с детекторной функцией их репертивного поля. Э.ко.г. отводили фокально с тех же микроэлектродов.

В зрительной и моторной коре кролика обычными стеклянными внеклеточными микроэлектродами регистрировали спайковую активность нейронов коры. Часть этих спайков создает афферентацию тех же участков коры благодаря возвратным коллатералям и коротким аксонам. Э.ко.г. отводили эпициально макроэлектродом (диаметр около 1 мм) и фокально, микроэлектродом, регистрирующим спайки. Последний погружали в центр ма-

кроэлектрода, представлявшего собой отверстие в чашечке, заполненной физиологическим раствором. Э.к.г. большей частью отводили биполярно, причем второй электрод помещался на твердой оболочке мозга, вблизи от первого.

4. В зрительном бугре лягушки накапливали обычно 500 реализаций э.к.г., всего зарегистрировали сигналы 40 аксонов (рис. 1а). За спайком с латентностью ≤ 1 мсек. всегда следовали отрицательные сигналы примерно одинаковой формы, напоминающей моносинаптический внутриклеточный потенциал. Краткости ради, будем называть такую форму синаптической. Амплитуда 21 сигнала равна $7 \div 60$ мв, в остальных случаях ее не удалось измерить из-за несовершенства методики начальных опытов: плагиновые нащелки вызывали плавание потенциала.

5. В зрительной и моторной коре кролика накопление от 200 до 16 000 реализаций осуществили для 286 клеток. Для 208 из них накапливали сигналы только на макроэлектроде, для 78 — также одновременно и на микроэлектроде. На микроэлектроде синаптического вида сигналы обнаружены в 42 случаях (рис. 1б, в), знак потенциала у 29 из них положительный и у 13 — отрицательный. Амплитуда $0,7 \div 100$ мв, латентность ≤ 1 мсек.

На макроэлектроде зачастую прежде всего обнаруживается артефакт микроэлектродного спайка (рис. 1з). В 23% случаев в начале развертки выявляется высокочастотная компонента длительностью в несколько мсек. Постспайковая высокочастотная компонента сигнала 20 нейронов имела синаптическую форму, амплитуда $0,6 \div 10$ мв (рис. 1б). Иногда в первые миллисекунды развертки вслед за артефактом микроэлектродного спайка видна очень короткая $1,5 \div 3,0$ мсек., небольшая по амплитуде $0,15 \div 4,5$ мв волна, которую, с известной вероятностью, можно приписать аксонному спайку в пресинаптическом ветвлении. Корреляция спайка с волнами э.э.г. проявляется в виде монотонного изменения, усредненного накоплением потенциала, значительно искажающего сигналы, следующие за спайком. К числу последних, кроме предполагаемых моносинаптических квантов э.э.г., следует отнести в 46 случаях четко обнаруживаемые полисинаптические волны (рис. 1в).

6. Форма и амплитуда усредненных постспайковых сигналов в зрительном бугре лягушки варьируют сравнительно мало, всегда отрицательный знак соответствует возбуждающему влиянию зрительных афферентов. Результаты п. 4 убеждают в том, что квант э.э.г. зрительного бугра лягушки действительно зарегистрирован.

Менее четкие данные, полученные на кролике, проще всего объяснить разнообразием геометрии и функциональных свойств аксонов. Значительная часть микроэлектродных и некоторое число макроэлектродных постспайковых сигналов с параметрами, близкими к моносинаптическим, являются веским доказательством реальности кванта э.э.г. В 6 случаях удалось зарегистрировать кванты в обоих отведениях (рис. 1б). Величина кванта на макроэлектроде, в общем, соответствует оценке п. 2. На микроэлектроде квант иногда значительно меньше, чем в опытах на лягушке. Причина, видимо, в том, что аксон ветвится менее компактно и на удалении от микроэлектрода. Большое количество высокочастотных особенностей в начале развертки при макроэлектродной записи можно интерпретировать как квант э.э.г., искаженный корреляцией спайка с волнами э.э.г.

В спинном мозгу кошки накопление внеклеточных потенциалов осуществлялось для контроля опытов по обнаружению индивидуальных в.п.с.п., аналогичных кванту э.э.г. Сигнал зарегистрирован в нескольких случаях при раздражении 1а афферентов (²). Его знак, как и следовало ожидать, отрицательный. На гигантском синапсе кальмара внеклеточно зарегистрированы в.п.с.п. без всякого усреднения (⁸).

Итак, электрограммы серого вещества мозга в основном представляют собой совокупность элементарных импульсов — квантов э.э.г., отражающих внеклеточное поле п.с.п., синхронно возникающих в нейронах после при-

хода одного афферентного спайка. В некоторых ситуациях кванты можно зарегистрировать, используя методы выделения сигнала из шума. Регистрация кванта э.э.г., особенно в тех случаях когда внутриклеточная запись п.с.п. затруднена, открывает новые методические возможности перед нейрофармакологией и нейрофизиологией.

Понятие кванта, его роль в интерпретации физиологического смысла различных диапазонов частотного спектра э.э.г., первые попытки экспериментального обнаружения освещались ранее (9).

Каунасский медицинский
институт

Поступило
10 VIII 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ R. Lorento de No, Stud. Rockefeller Inst. Med. Res. Reprints, 132 (1947).
² L. M. Mendell, E. Henneman, J. Neurophysiol., 34, 171 (1971). ³ И. Сентаготи, Арх. анат., гистол. и эмбриол., 40, 2, 5 (1971). ⁴ L. A. Geddes, L. E. Baker, Med. Biol. Eng., 5, 271 (1967). ⁵ Ю. И. Аршавский, И. Б. Беркин-Блит и др., В сборн.: Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем, «Наука», 1966, стр. 28. ⁶ Дж. Экклс, Физиология нервных клеток, ИЛ, 1959. ⁷ R. C. Gesteland, B. Howland et al., Proc. IRE, 47, 1856 (1959). ⁸ Дж. Экклс, Физиология синапсов, М., 1966. ⁹ К. Гринявичюс, А. Гутман и др., В кн. Кибернетика в медико-биологических исследованиях, «Наука», 1971, стр. 154. ¹⁰ А. М. Гутман, В кн. Матер. VI Всесоюз. конфер. по электрофизиологии центральной нервной системы, «Наука», 1971, стр. 91.
¹¹ Ю. Груодис, А. М. Гутман, В. Мицкене, там же.