

Ж. П. ШУРАНОВА, З. М. ГВОЗДИКОВА, Г. А. ЭЛЬКИНА

**ВНУТРИКОРКОВЫЕ МЕХАНИЗМЫ ВОЗБУДИТЕЛЬНОГО
И ТОРМОЗНОГО ПРОЦЕССОВ: РЕАКЦИЯ НЕЙРОНОВ
ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОЛОСКИ КОРЫ НА ПРЯМОЕ
ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ РАЗДРАЖЕНИЕ**

(Представлено академиком М. Н. Ливановым 4 VIII 1971)

Известно, что реакция нейронов сенсомоторной области коры на ее прямое электрическое раздражение имеет много общего с ответом тех же клеток на периферическую стимуляцию (¹⁻³). Это и ряд других фактов заставляют думать, что в условиях целостного мозга прямое раздражение коры запускает многие системы нейронов не только внутри, но и вне коры (⁴). Поэтому для выяснения внутрикорковых механизмов организации реакции весьма существенны опыты на участках коры, лишенных связи с подкорковыми отделами мозга.

В настоящей работе регистрировали э.э.г. и потенциалы отдельных нейронов нейронально изолированной полоски коры ненаркотизированных нежестко фиксированных в станке кроликов (площадь полоски $5 \times 10 \text{ мм}^2$; методика изоляции описана ранее (⁵)).

В опытах, проводившихся в различные сроки после изоляции (от нескольких часов до нескольких недель) мы обычно регистрировали фоновую медленную активность как при отведении микроэлектродом, располагающимся на разной глубине коры, так и при транскортикальном отведении склеенными друг с другом нихромовыми проволочками диаметром 100 м каждая. В 1-й серии опытов производилось внеклеточное отведение потенциалов при помощи микроэлектродов с диаметром кончика в несколько микрон, заполненным 3 M раствором хлористого натрия (240 клеток). Во 2-й серии микроэлектроды с диаметром кончика 1 м и менее заполнялись 2 M раствором цитрата калия. Зарегистрирована активность 245 клеток, причем в 40 случаях отведение можно оценить как внутриклеточное (потенциал покоя $30-60 \text{ мв}$, потенциал действия $25-40 \text{ мв}$), в 42 — как «квазивнутриклеточное» (6,7) (потенциал действия $15-20 \text{ мв}$, скачки постоянного потенциала $6-10 \text{ мв}$); в остальных случаях отведение было, видимо, внеклеточным, но, судя по амплитуде спайков, кончик микроэлектрода часто находится вблизи нейрона. Большинство нейронов, исследованных в обеих сериях, обладало исходной импульсной активностью.

При внеклеточном отведении реакции нейронов изолированной полоски на короткий электрический стимул, приложенный биполярно на расстоянии $2-8 \text{ мм}$ от места отведения, можно описывать как возбудительные, тормозные или возбудительно-тормозные. При внутриклеточном отведении становится очевидным, что эти варианты ответов в принципе сводятся к одному — возбудительно-тормозному. Оценка реакций как возбудительных связана с тем, что при внеклеточном отведении мы ничего не можем сказать о периоде, следующем за возбуждением (в случае «молчащих» клеток или клеток с низкой исходной частотой импульсации); оценка реакций как тормозных связана с тем, что возбудительный ответ нейрона не всегда выражается в генерации потенциалов действия.

Начальный возбудительный компонент реакции нейронов полоски был представлен или коротколатентным одиночным спайком (или в.п.с.п.) (рис. 1А), или же высокочастотной группой импульсов (рис. 1Б). Первый

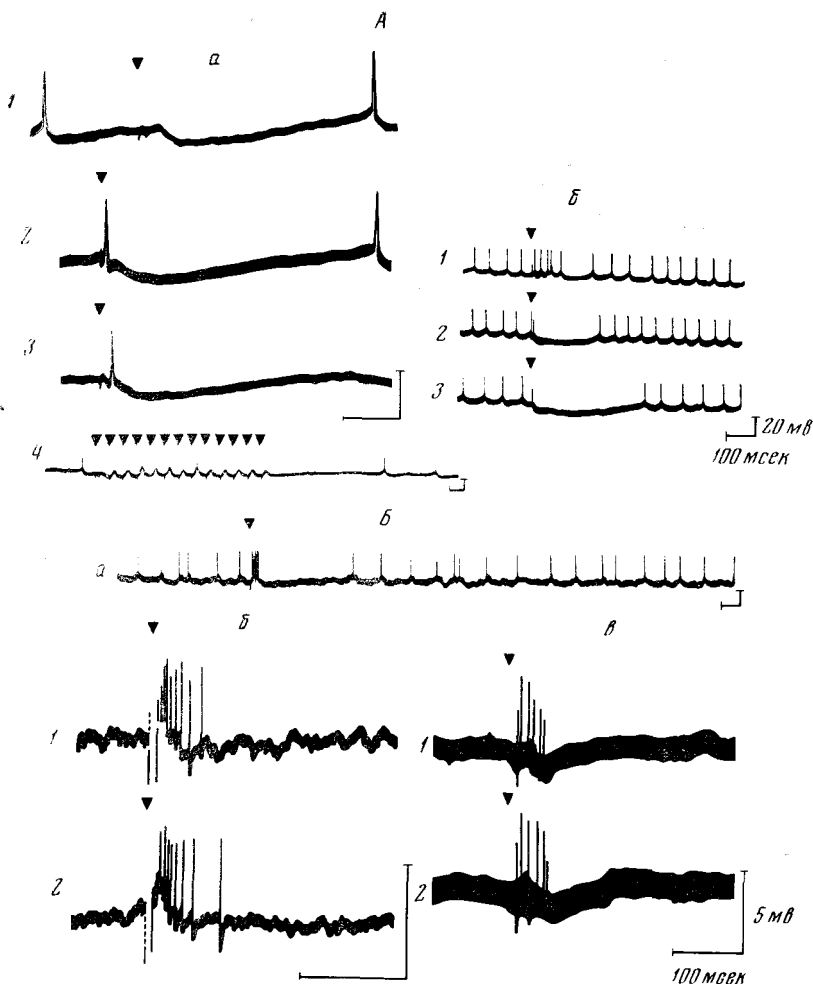


Рис. 1. Реакция нейронов изолированной полоски коры на электрический стимул: А — «одиночный» тип возбудительного ответа, Б — «групповой» тип коротколатентного возбудительного ответа. Для А: а, б — разные нейроны. а — нейрон 98—13, глубина расположения 1200 μ , третий день после изоляции. 1 — возбудительный ответ в виде двух в.п.с.п.; 2 — потенциал действия, возникший из «первичного» в.п.с.п.; 3 — то же из «вторичного» в.п.с.п.; 4 — возрастание «вторичных» в.п.с.п. при ритмическом раздражении. б — нейрон 61—2, глубина 2000 μ , второй день после изоляции. 1, 2, 3 — изменение параметров ответа при плавном увеличении интенсивности раздражения с 12,5 до 25 в. Позитивность здесь и на последующих рисунках — вверх. Стрелка над осциллограммами — момент раздражения. Для Б: а, б, в — разные нейроны. а — нейрон 98—21, глубина 1100 μ ; б — нейрон 60—17, глубина 1300 μ ; в — нейрон 98—20, глубина 1100 μ . Фоновая активность в случае б и в отсутствовала. 1, 2 — ответы на следующие друг за другом стимулы

вариант возбудительного ответа мы наблюдали при всех условиях отведения потенциалов, второй наиболее часто имел место в 1-й серии опытов, при регистрации относительно «толстыми» микроэлектродами (60% всех ответов), и ни разу не был зарегистрирован при «истинно внутриклеточном» отведении.

При внутриклеточном отведении коротколатентные в.п.с.п., вызванные электрическим стимулом, имели небольшую амплитуду и длительность. Обычно в ответ на раздражение был виден один в.п.с.п., но в ряде случаев — два (рис. 1А, а, 1); каждый из них мог порождать один потенциал действия (рис. 1А, а, 2, 3). «Вторичный» в.п.с.п. испытывал явное «облегчение» при ритмических раздражениях с частотой около 10 имп/сек (рис. 1А, а, 4).

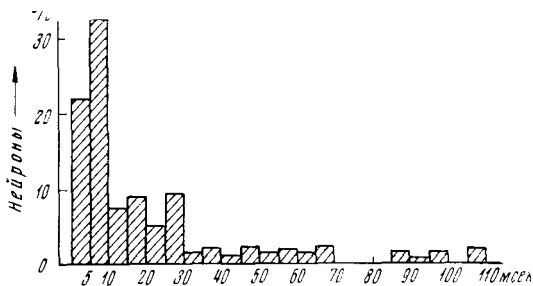


Рис. 2. Распределение латентных периодов начального возбуждательного ответа на прямое раздражение для нейронов изолированной полоски коры ($n = 250$)

фоновых по амплитуде и длительности (рис. 1А, б, 2, 3); это, вероятно, указывает на то, что он возникает иным способом, чем фоновые потенциалы действия.

По характеру коротколатентного в.п.с.п., по наличию по крайней мере двух («первичного» и «вторичного») в.п.с.п., по особенностям коротколатентного «вызванного» спайка реакция нейронов изолированной полоски очень напоминает таковую интактной коры (4). Как и в целой коре, в полоске большинство (около 90%) возбуждательных ответов возникало с латентным периодом до 30 мсек. (рис. 2); в пределах 30 мсек. основной максимум в распределении латентных периодов приходился на 0,5—10 мсек. Однако, судя по предварительным данным, в интактной коре при тех же условиях раздражения было значительно больше ответов с латентным периодом 0,5—3 мсек., тогда как в полоске преобладали ответы с латентным периодом 4—8 мсек.

В отличие от целой коры, коротколатентный возбуждательный ответ в полоске, как отмечалось выше, нередко был представлен высокочастотной (120—200 имп/сек) группой спайков (рис. 1Б). Количество импульсов в группе у разных клеток варьировало от 2 до 8 (в одном случае 25).



Рис. 3. «Поздние» возбуждательные ответы у нейрона изолированной полоски коры. Нейрон 54—4, глубина 650μ, второй день после изоляции. 1 — ответ на поверхностное, 2 — на «глубинное» раздражение полоски

«Групповой» ответ часто имел место у клеток, в фоне неактивных; он не обнаруживал каких-либо корреляций с характером исходной активности в случае фоновых активных клеток. При повторных раздражениях «групповой» характер ответа сохранялся, так же как и параметры группы (рис. 1Б б, в). Судя по тому, что нам ни разу не удалось наблюдать перехода «одиночного» ответа в «групповой», можно думать, что они характерны для различных видов нейронов. Поскольку «групповые» ответы не были зарегистрированы внутриклеточно, вероятно, они создаются в клетках, более мелких, чем ответы «одиночного» типа.

Вслед за возбуждательным ответом, представленным группой спайков или одиночным импульсом, или только в.п.с.п., наблюдалось уменьшение частоты или полное угнетение импульсации (рис. 1А, Б, а). Внутриклеточно при этом регистрировался гиперполяризационный сдвиг мембран-

Усиление интенсивности раздражения (в области надпороговых значений) или не сказывалось на параметрах возбуждательного ответа, или приводило к уменьшению латентного периода «вызванного» спайка, не влияя, однако, на вероятность его появления, или же сопровождалось ослаблением возбуждательного компонента и перестройкой характера реакции (рис. 1А, б). Во многих случаях спайк, вызванный сильным раздражением полоски, явно отличался от

ного потенциала, видимо, представляющий собой т.п.с.п., длительность которого была больше, чем в интактной коре (250—500 и 120—150 мсек. соответственно). Длительность периода выпадения импульсации, вариабельная при повторных раздражениях у одной и той же клетки, широко варьировала и у разных нейронов, достигая иногда (после кратковременного одиночного стимула) 5 сек.

В отличие от интактной коры, период восстановления импульсации в нейронах полоски начинался асинхронно. При внутриклеточном отведении не было зарегистрировано высокоамплитудной волны деполяризации, обрывающей тормозный период в целой коре (4): в суммарном ответе не выявлялся поздний позитивный компонент, коррелирующий с деполяризационным колебанием потенциала в массе нейронов интактной коры. Периода послетормозного учащения импульсации, характерного для ответа нейронов интактной коры, также не наблюдалось у большинства нейронов изолированной полоски. Вероятно, в целом мозге этот период кортикальной реакции связан с интенсивными возбуждательными послылками извне коры, возможно из таламуса.

У 11 нейронов полоски, однако, была обнаружена стадия послетормозной активации; в эту же группу, видимо, следует отнести нейроны (12), показавшие (при внеклеточном отведении) лишь возбуждательный ответ с латентным периодом в несколько сот миллисекунд (рис. 3).

«Поздний» возбуждательный ответ имел характер множественного разряда. Наибольшая длительность разряда составляла 2,5—3 сек., в этом случае он состоял более, чем из 50 импульсов. При повторных раздражениях или возникала группа импульсов, или спайковая активность отсутствовала. У одного и того же нейрона от раздражения к раздражению сохранялась общая структура разряда, у разных нейронов она могла сильно отличаться. Сходный групповой ответ у одного нейрона мог возникать при поверхностном и глубинном раздражении коры (рис. 3, 1 и 2). Хотя нередко имела место тенденция к удлинению величины межспайкового интервала в конце разряда, все же обычно он обрывался внезапно. В том случае, если повторное раздражение приходилось на период «позднего» ответа, последний сразу прекращался.

Эти особенности «поздних» ответов сближают их с множественными разрядами, создающимися по механизму реверберации возбуждения [8-10]. Поэтому можно предположить, что в изолированной полоске коры в организации реакции на прямое электрическое раздражение принимают участие процессы циркуляции возбуждения в системе внутрикортикальных цепей нейронов, как было предположено Бернсом главным образом на основании исследования суммарных медленных потенциалов (11-13).

Институт высшей нервной деятельности
и нейрофизиологии
Академии наук СССР
Москва

Поступило
16 VI 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ O. Creutzfeldt, G. Baumgartner, L. Schoen, Arch. Psychiatr. u. Zs. ges. Neurol., 194, 597 (1956). ² O. D. Creutzfeldt, H. D. Lux, S. Watanabe, The Thalamus, N. Y.—London, 1966, p. 209. ³ В. М. Сторожук, Функциональные свойства и связи нейронов соматосенсорной коры, автореферат докторской диссертации, Киев, 1969. ⁴ Ж. П. Шуранова, З. М. Гвоздиков, В сборн.: Исследование организации нейронной деятельности в коре больших полушарий головного мозга, М., 1971, стр. 158. ⁵ Г. А. Элькина, В сборн.: Организация межнейронных связей, М., 1967, стр. 134. ⁶ Л. Г. Воронин, В. Г. Скребицкий, Бюлл. эксп. биол. и мед., 54, 5, 3 (1965). ⁷ J. T. McIlwain, O. D. Creutzfeldt, J. Neurophysiol., 30, 1, 1 (1967). ⁸ R. Lorente de No, Arch. Neurol. Psychiatr., 30, 245 (1933). ⁹ Ю. М. Бурмистров, Биофизика, 10, 1, 84 (1965). ¹⁰ Ю. П. Бурмистров, Ж. П. Шуранова, В сборн.: Исследование организации нейронной деятельности в коре больших полушарий головного мозга, М., 1971, стр. 106. ¹¹ B. D. Burns, J. Physiol., 112, 1, 156 (1951). ¹² B. D. Burns, B. Grafistein, J. Olzewsky, J. Neurophysiol., 20, 2, 200 (1957). ¹³ B. D. Burns, The Mammalian Cerebral Cortex, London, 1958.