

Міністерство освіти України
Сімферопольський державний університет імені М.В.Фрунзе

На правах рукопису

КОРЕНЮК Олег Іванович

ЕЛЕКТРОФІЗІОЛОГІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ ФУНКЦІОНАЛЬНИХ ЗВ'ЯЗКІВ
МІЖ ТІМ'ЯНОЮ АСОЦІАТИВНОЮ І ПЕРВИННИМИ СЕНСОРНИМИ
ДІЛЯНКАМИ КОРИ МОЗКУ

03.00.13 - фізіологія людини і тварин

А в т о р е ф е р а т

дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Сімферополь- 1996



Дисертацією є рукопис

Робота виконана на кафедрі фізіології людини і тварин та біофізики Сімферопольського державного університету

Науковий керівник: доктор біологічних наук, професор
Сідякін В'ячеслав ГригоровичОфіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Тараненко Валерій Дмитрійовичкандидат біологічних наук, доцент
Павленко Володимир БорисовичПровідна установа: Дніпропетровський державний
університетЗахист дисертації відбудеться 25 лютого 1996 р. о
14 годині на засіданні спеціалізованої ради К 20.02.02
при Сімферопольському державному університеті (333036,
Крим, Сімферополь, вул. Ялтинська, 4).

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Сімферопольського державного університету

Автореферат розіслано 22 лютого 1996 р.Вчений секретар спеціалізованої ради, кандидат
біологічних наук, доцент О.В.ЯнцевЛННБ ім. В. Стефаніка
України

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність проблеми. В теперішній час є значна кількість експериментальних даних відносно питань взаємодії різномодальних сигналів на нейронах (Н) тім'яної асоціативної ділянки (ТАД) кори /Stefanis, Jasper, 1964; Нарикашвили, 1969; Казаков, Измestьев, 1972; Казаков, Евтушенко, 1976; Батуев, 1981; Батуев, Куликов, 1983; Павленко, 1983; Серков, 1985, 1989; Кореник, 1990; Книга, 1995/. В нейроморфологічних і нейрофізіологічних досліджах встановлені зв'язки, які забезпечують перекривання впливів із субкортикальних та кортикальних ланок зорової, слухової і соматичної сенсорних систем в ТАД /Jones, Powell, 1969; 1971; Powell, 1977; Батуев, 1981; Казаков та ін., 1981/ та виявлені особливості розподілу аферентних входів у цій ділянці неокортексу /Жванія, 1981; Казаков и др., 1981; Серков, 1986/. Поряд з субкортикальними сенсорними входами, особлива увага приділяється сенсорно-специфічним аферентаціям від первинних сенсорних зон (ПСЗ) кори - зорової, слухової і соматичної /Diamond et.al., 1968; Орлова, 1976; Вабминдра и др., 1980/.

Відносно даних про якісні та кількісні характеристики функціонального стану Н ТАД в умовах надходження сигналів із ПСЗ, можна відмітити, що їх хоч і багато, але вони одержані без врахування того, яке місце займає Н в ланцюгах кори. Відсутність таких даних перешкоджає розумінню внутрішньокоркових інтегративних процесів цієї ділянки неокортексу і робить питання про функціональну організацію зв'язків ПСЗ з ТАД актуальним.

Мета дослідження. Метою наявної роботи було електрофізіологічне дослідження нейронної організації функціональних властивостей асоціативних зв'язків первинних зорової (ЗК), слухової (СК) і соматичної (ССК) зон кори з ідентифікованими нейронами ТАД та вивчення особливостей конвергенції на них сигналів із цих ПСЗ і взаємодії їх поміж собою, а також з кортикопетальними і з транскалозальними посылками:

В зв'язку з цим були поставлені наступні основні завдання:

1. По характеру реакцій нервових клітин ТАД на стимуляцію підкоркової білої речовини (БР) ідентифікувати Н, які знахо-

дяться на вході в кору, проміжні клітини внутрішньокоркових нейронних ланцюгах переробки інформації і Н виходу.

2. З'ясувати особливості функціонального стану ідентифіційованих Н при ізольованому та сумісному одночасному електричному подразненні ЗК, СК і ССК однойменної півкулі.

3. Вивчити особливості конвергенції та взаємодії сигналів із різних ПСЗ і кортикопетальних посилок із підкоркової БР на ідентифіційованих Н ТАД.

4. Оцінити характер впливу гомотопної зони супротивної півкулі на процеси інтеграції сигналів із різних ПСЗ в ідентифіційованих Н ТАД.

Наукова новизна. Представлені дані про збуджувальні та гальмівні впливи із первинних ЗК, СК та ССК однойменної та гомотопної ділянки супротивної півкулі на інтегративні процеси в ТАД. Вперше одержані кількісні та якісні характеристики стану процесів збудження і гальмування у Н, що займають різне положення у внутрішньокоркових ланцюгах, при сумісному одночасному та послідовному ("парному") подразненні ПСЗ, БР та ТКП. Вперше встановлено, що одні і ті ж Н ТАД можуть моносинаптично активуватися як по кортикопетальним, так і по кортико-кортикальним асоціативним і транскалозальним входам. Вперше у ідентифіційованих нейронів ТАД оцінені особливості конвергенції і взаємодії сигналів із ПСЗ і гомотопної зони супротивної гемісфери. Показано, що ТКП викликає істотне зниження, або й повне блокування як ортодромних, так і антидромних відповідей у Н виходу ТАД, викликаних подразненням підкоркової БР.

Теоретичне та практичне значення роботи. Теоретичне значення виконаних досліджень полягає в тому, що одержані результати істотно доповнюють сучасні уявлення про функціональну організацію зв'язків специфічно-сенсорних систем кори із Н, що займають різне положення у внутрішньокоркових Н ланцюгах ТАД. В доповнення до відомих даних про широку конвергенцію до нейронів ТАД різномодальних аферентних впливів, показано, що конвергенція із різних ПСЗ висловлена всіляко у різних в функціональному відношенні Н цієї ділянки. Практичне значення результатів цього дослідження полягає в тому, що вони можуть бути використані в неврологічній клініці для розуміння патогенезу сенсомоторних роз-

ладів у хворих з поразкою неокортексу і мозку в цілому. Результати досліджень вже знайшли застосування у навчальному процесі на кафедрі фізіології людини і тварин та біофізики Сімферопольського державного університету і можуть бути використані при читанні курсу лекцій на аналогічних кафедрах інших університетів, медичних та педагогічних інститутів.

Апробація роботи. Основні положення дисертаційної роботи доповідалися на ХІУ з'їзді Українського фізіологічного товариства (Київ, 1994 р.); на конференціях професорсько-викладацького складу Сімферопольського державного університету ім. М.В.Фрунзе (Сімферополь, 1992-1996 рр.), міжнародній науково-практичній конференції "Актуальные проблемы медицинской климатологии и климатотерапии". (Ялта, октябрь, 1995 р.) і 29 лютого 1996 р. апробована на міжкафедральному засіданні за участю кафедр фізіології людини і тварин та біофізики і біохімії. Рекомендована до захисту.

Публікації. За матеріалами дослідження опубліковано три друкованих роботи.

Структура та обсяг роботи. Дисертація складається із вступу, огляду літератури, результатів дослідження і їх обговорення, висновків та списку літератури, що цитувалася (187 першоджерел). Викладена на 153 сторінках машинописного тексту, ілюстрована 17 малюнками і 6 таблицями.

Матеріал і методи досліджень. Дослідження виконані на 57 кішках. Підготовчі операції проводили під тіопентагровим наркозом (30-40 мг/кг, внутрішньочеревно). Обезболювання в місці операційних полів і точках фіксації голови досягалося інфільтрацією м'яких тканин 0,25-0,5% розчином новокаїну. Реєстрацію активності Н розпочинали через 6-7 годин після наркотизації.

Вивчали імпульсну активність Н ТАД лівої півкулі. Застосовували електричне подразнення подкоркової БР, первинних ЗК, СК та ССК одноіменні півкулі і гомотопної зони ТАД протилежної півкулі. Нанесення ізольованих, комплексних і парних стимулів здійснювалося по спеціальній програмі. У випадку парної стимуляції кондиціонірующим було подразнення якої-небудь із зон неокортексу, а тестуючим - БР. Кондиціонуючі стимули подавали з інтенсивністю 1,5-2 порога, а тестуюче - субпорогової сили, на яку Н виходу відповідав аф-

тидромно з імовірністю 0,5-0,7. Реакції Н визначали методом перистимульних гістограм та методом парних стимулів.

По закінченню кожного досліду кризь впровадження у БР подразнюючий електрод, пропускали постійний струм (1 мА, 40-60 с), що дозволяло у наступному визначати місцезнаходження кінчика електроду. Внутрішньокоркову стимуляцію ПСЗ здійснювали при допомозі біполярних електродів (міжелектродна відстань 1,5-2 мм). Викликаний потенціал від поверхності ТАД відводили срібним шариковим електродом, а імпульсну активність скляними мікроелектродами, заповненими 3 М розчином хлориду натрія і мав опір 5-30 МОм. Глибина залягання нейрона визначалась за показником мікроманіпулятора МШ-80. Електрофізіологічна установка включала електростимулятори ЕСУ-2 і ЕСЛ-2, струмові приставки ЕСТ-14, програмний електронний пристрій для парної стимуляції, універсальну фізіологічну установку УФУ-БКН, осцилографи, фоторегістратор ФОР-2.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

Реакції Н ТАД на стимуляцію БР. Для з'ясування функціонально-структурної організації ТАД на першому етапі дослідження використовували електростимуляцію сукупності висхідних та нисхідних волокон підкоркової БР. При такій стимуляції Н входу збуджувалися моносинаптично, а Н виходу із кори - антидромно. Інтернейрони внутрішньокоркових ланцюгів передачі сигналів могли активуватися ді- та полісинаптично або зовсім не реагували.

На подразнення БР на поверхні ТАД реєстрували викликаний потенціал (ВП). Початкове позитивне відхилення виникало з латентним періодом (ЛП) $1,25 \pm 0,27$ мс. Амплітуда цієї фази у фокусі максимальної активності (ФМА) складала 350-450 мкВ, а наступної за нею негативної фази - 900-1150 мкВ. Тривалість позитивної фази становила у різних дослідах від 5 до 8 мс, а негативної - 15-30 мс.

У ФМА ВП була зареєстрована імпульсна активність (ІА) 328 (100%) Н. З цього числа 228 (69,5%) Н володіли стійкою фоновою імпульсною активністю (ФІА), а 100 (30,5%) нервових клітин генерували ПД тільки у відповідь на стимуляцію БР.

Досліджені Н були поділені на дві групи. В першу групу віднесено 129 (39,3%) Н, що на подразнення БР генерували, звичайно, один антидромний ПД і були позначені як Н виходу ТАД. Максимальне значення ЛП антидромного ПД було 4,9 мс, мінімальне - 0,4 мс і у більшості Н воно знаходилось в межах від 0,9 до 1,8 мс (в середньому $1,2 \pm 0,2$ мс). Серед Н виходу тільки 29 (8,8%) володіли ФІА, а інші 100 позначені "мовчачими". У клітин, що володіли ФІА коефіцієнт варіації ЛП антидромного ПД мав більші значення, чим у мовчачих ($P < 0,01$).

Із інших 199 (60,7%), не активованих антидромно Н у 17 (8,5%) на скремі подразнення БР виникали моносинаптичні збуджувальні реакції. ЛП реакцій цих клітин знаходились в межах 1,4-4,5 мс ($2,2 \pm 0,7$ мс; коефіцієнт варіації 3,7-6,1%). 73 (22,3%) Н на стимуляцію БР утягувалися в реакцію ді- та олігосинаптично. ЛП імпульсних реакцій цих Н перевищував 2,8 мс і коефіцієнт варіації досягав 10%. У 63 (19,2%) фоновоактивних Н при стимуляції БР спостерігалася початково гальмівна реакція. Із-за низького рівня ФІА більшості Н ЛП гальмівної реакції не встановлено. До Н другої групи віднесено також 46 (14,0%) клітин, у яких на подразнення БР реакцій виявити не вдалося. Розподіл Н другої групи в товщі кори опинився більш рівномірним, як для Н виходу. Аналогічні результати були отримані раніше /Павленко, 1983/.

Реакції Н ТАД на електричну стимуляцію різних ПСЗ. По-заклітинно досліджені 133 фоновоактивних інтернейронів та 129 Н виходу (100 "мовчачих" і 29 фоновоактивних). Для різнобічної оцінки функціональних властивостей Н виділених груп проаналізовані їх реакційна спроможність, характер, тривалість і ЛП реакцій при ізолюваному та сумісному подразненні ПСЗ. Характеристики реакцій Н що досліджувалися показані у табл. 1 і 2.

Одержані дані свідчать, що реакційна спроможність, співвідношення збуджувальних і гальмівних реакцій та характер відповідей на ізолюване і комплексне подразнення, залежать від зони стимуляції і від того, в якому поєднанні вони подавалися. На ізолюване подразнення ПСЗ тільки біля 5% Н ТАД проявляли збуджувальні реакції у вигляді одиноких ПД. При цьому, лише у 5 Н (3,8% від 133) на стимуляцію ЗК, у 2 (1,6% від 121) - СК і у 5 (4% від 125) - СКК такі ПД вини-

Таблиця 1.

Розподіл нейронів за характером викликаної активності при ізольованих та сумісних подравленнях ПСЗ

| Подравлення | Всього досліджено (100%) | Р | | Е | | А | | К | | Ц | І | | Не реагувало |
|-------------|--------------------------|-----------|----|----|-------------|----|----|----------|--------------------|-----------|-------|--------|--------------|
| | | збудження | | | гальмування | | | ЗП | Всього ортодромних | | З:Г | А | |
| | | ПД | Ф | Т | Всього | Ф | Т | | | Всього | | | |
| ЭК | 133 | 8 | 5 | 8 | 21(15,8) | 47 | 31 | 78(58,6) | 13(9,8) | 112(84,2) | 0,3:1 | | 21(15,8) |
| СК | 121 | 5 | 11 | 14 | 30(24,8) | 37 | 17 | 54(44,6) | 9(7,4) | 93(76,9) | 0,6:1 | 2(1,7) | 26(21,5) |
| ССК | 125 | 8 | 26 | 29 | 63(50,4) | 12 | 8 | 20(16,0) | 17(13,6) | 100(80,0) | 3,2:1 | 7(5,6) | 18(14,4) |
| ЭК+СК | 123 | 1 | 28 | 28 | 57(46,3) | 27 | 6 | 33(35,2) | 9(7,3) | 99(80,5) | 1,7:1 | | 24(14,5) |
| ЭК+ССК | 128 | 2 | 11 | 23 | 36(28,1) | 30 | 14 | 44(34,4) | 13(10,2) | 93(72,7) | 0,8:1 | | 35(27,3) |
| СК+ССК | 121 | 4 | 29 | 10 | 43(35,5) | 29 | 8 | 37(30,6) | 4(3,3) | 84(69,4) | 1,2:1 | | 37(30,6) |
| ЭК+СК+ССК | 119 | 3 | 7 | 23 | 33(27,7) | 14 | 21 | 35(29,4) | 14(11,8) | 82(68,9) | 0,9:1 | | 37(31,1) |

Примітка : ПД - відповідь у вигляді одного потенціалу дії; Ф - фазична, Т - тонична реакція; ЗП - реакція у вигляді зміни паттерна; А - відповідь у вигляді антидромного ПД; З:Г - співвідношення початково збуджувальних і початково гальмівних реакцій; в дужках вказано відносне число нейронів, %.

кали внаслідок моносинаптичної активації.

Серед цих 12 клітин чотири були Н входу для кортикопетальних сигналів. ЛП ортодромних збуджувальних реакцій у різних Н при стимуляції ЗК варіював від 4,8 до 45 мс (14,7±2,8 мс), СК- від 3,8 до 40 мс (16,6±3,2 мс) і ССК - від 4,3 до 38,7 мс (15,1±3,1мс).

Таблиця 2.

Розподіл збуджувальних (З) і гальмівних (Г) реакцій серед моно- (МК), бі- (БК) та трикоркових (ТК) інтернейронів і Н виходу при подразненні ПСЗ

| Група нейронів | Кількість нейронів | Подразнювана зона кори і характер реакції | | | | | | | | |
|------------------------|--------------------|---|----|-------|---------|----|-------|-----------|----|-------|
| | | зорова | | | слухова | | | соматична | | |
| | | З | Г | З:Г | З | Г | З:Г | З | Г | З:Г |
| Інтернейрони: | | | | | | | | | | |
| МК | 18(19,4) | 2 | 6 | | 0 | 3 | | 5 | 5 | |
| БК | 26(27,9) | 5 | 10 | | 6 | 8 | | 18 | 5 | |
| ТК | 49(52,7) | 8 | 41 | | 17 | 32 | | 37 | 12 | |
| Всього | 93 (100) | 15 | 57 | 0,3:1 | 23 | 43 | 0,5:1 | 60 | 19 | 2,2:1 |
| Нейрони виходу: | | | | | | | | | | |
| МК | 6(20,7) | 1 | 2 | | 0 | 1 | | 1 | 1 | |
| БК | 12(41,4) | 3 | 5 | | 3 | 4 | | 5 | 4 | |
| ТК | 9(31,1) | 3 | 6 | | 2 | 7 | | 5 | 4 | |
| НР | 2 (6,9) | | | | | | | | | |
| Всього | 29 (100) | 7 | 13 | 0,5:1 | 5 | 12 | 0,4:1 | 11 | 9 | 1,2:1 |

Примітка: НР- нейрони, котрі не реагують.

Як виявилось, зворотні зв'язки ТАД з ПСЗ дуже обмежені. Тільки поодинокі нейрони ТАД відповідають антидромними ПД на подразнення ПСЗ (див. табл. 1). У двох Н ТАД при стимуляції СК і у сімох - ССК імпульсні реакції були антидромними. Жоден нейрон ТАД не відповідав антидромно на стимуляцію ЗК. Ці дані узгоджуються з результатами одержаними методом дегенерації волокон /Ипекчян, Баклаваджян, 1988/ і реєстрації сумарних потенціалів /Нарикашвили, 1969/.

Швидкість проведення антидромних ПД по асоціативним волокнам від ТАД до СК і ССК не перевищувала 10 м/с. Встановлено, що ні один із 100 фоновонеактивних Н виходу, не ви-

Таблиця 3.

Розподіл нейронів за характером викликаної активності при ізольованому ТКП і сумісних його подразненнях з ПСЗ

| Подразнення | Всього досліджено (100%) | Р Е А К Ц І І | | | | | | | Не реагувало | | | | |
|-------------|--------------------------|---------------|----|---|-------------|----|----|----------|--------------|----------|--------------------|---------|----------|
| | | збудження | | | гальмування | | | | | ЗП | Всього ортодромних | З:Г | А |
| | | ПД | Ф | Т | Всього | Ф | Т | Всього | | | | | |
| ТКР - | 49 | 3 | 0 | 2 | 5(10,2) | 5 | 15 | 20(40,8) | 0 | 25(51,0) | 0,25:1 | 6(12,2) | 18(36,8) |
| ТКР+ЗК | 46 | 3 | 3 | 6 | 12(26,1) | 1 | 18 | 19(41,3) | 2(4,3) | 33(71,7) | 0,63:1 | 0 | 13(28,3) |
| ТКР+СК | 41 | 0 | 0 | 1 | 1(2,4) | 8 | 0 | 8(19,5) | 0 | 9(22,0) | 0,12:1 | 0 | 32(78,0) |
| ТКР+ССК | 48 | 3 | 15 | 4 | 22(45,8) | 12 | 0 | 12(25,0) | 3(6,3) | 37(77,1) | 1,83:1 | 0 | 11(22,9) |

Примітка: скорочення такіж, як і в таблиці 1.

являв імпульсних реакцій на стимуляцію ПСЗ. Із 29 фоновактивних, відповіді хоч би на подразнення однієї ПСЗ виявлені у 27 (93,1%) клітин (табл. 2).

Зіставлення результатів електричної стимуляції різних ПСЗ показало, що найменш ефективним як для інтернейронів, так і для Н виходу є посилки із СК.

Реакції II ТАД на ТКП. Досліджена активність 49 нервових клітин, шість із яких були нейронами виходу. Розподіл Н за характером реакцій приведено в табл. 3. Із представлених даних виходить, що ТКП викликає здебільшого тонічний гальмівний вплив як на інтернейрони, так і на Н виходу ТАД. Слід звернути увагу на те, що 12,2% досліджених нейронів на таку стимуляцію відповідали антидромно. Це свідчить, що між ідентичними ділянками півкуль є двохсторонні зв'язки. Кількість Н та параметри Іх відповідей схожі з такими, встановленими для Н ЗК, ССК, ТАД і моторної кори в аналогічних експериментальних умовах /Feehey, Orem, 1971; Renaud, Kelly, 1974; Мамонец та ін., 1986; Серков, 1986; Коренюк, 1989, 1991/.

Конвергенція сигналів із різних ПСЗ на фоновоактивних Н ТАД. Проаналізовано 357 ПСГ активності 119 інтернейронів і у 93 із них виявлено відповіді хоча б на стимуляцію однієї ПСЗ. Нервові клітини, що реагували на ізольоване подразнення однієї ПСЗ позначені моно-, двох- бі- і трьох- трикорковими Н (табл. 2). При аналізі 225 ПСГ активності 75 бі- та трикоркових Н збуджувальні реакції виявлено у 91(40,0%), а гальмівні - в 108 (48,0%) випадках. Не виявлено змін ФИА в 26 (12,0%) випадках.

Зіставлення характеру реакцій одних і тих же нейронів на подразнення різних ПСЗ дозволило встановити, що у одних Н реакції були односпрямованими (збуджувальними або гальмівними на подразнення двох чи трьох зон кори), у інших - протилежно направленними. Однотипні реакції на стимуляцію всіх трьох зон кори проявили 28 Н: 22 - початковим збудженням і шість - початковим гальмуванням. В усіх інших Н реакції могли бути однонаправленими на подразнення двох зон кори, а на стимуляцію третьої - протилежного знаку. У різних Н, навіть розміщених в безпосередній близькості один від одного, при подразненні однієї і тієї ж зони кори реакції могли бути як

однаковими, так і протилежними по знаку, відрізнялися по інтенсивності та інших параметрах.

Конвергенція впливів із різних ПСЗ на Н виходу. При з'ясуванні наявності конвергенції сигналів із різних зон кори на Н виходу встановлено, що із 29 (100%) клітин шість (20,7%) були монокорковими, 12 (41,4%) - бікорковими і дев'ять (31,1%) - трикорковими, а у двох нервових клітин (6,8%) реакцій не виявлено. Таким чином, серед популяції Н виходу відносне число бікоркових Н майже у два рази більше, як серед інтернейронів.

Аналіз 81 ПСГ 27 Н показав наявність реакцій в 57 випадках. Розподіл Н залежно від характеру реакцій представлено в табл. 3. Встановлено, що сім Н виходу ТАД транслюють в структури-мішені сигнали із ЗК, п'ять - із СК і 11 - із ССК. До того ж, аналіз даних показав, що тільки два Н виходу (8,7%) передають в структури-мішені мономодальну специфічну інформацію, а 11 (47,8%) - бімодальну і 10 (43,5%) - трьохмодальну. В цілому одержані дані свідчать, що 77,7% Н виходу одержують інформацію з двох або й трьох зон кори. Однак, Н виходу, як і інтернейрони, вибірково пропускають сигнали із різних сенсорних зон кори.

Взаємодія сигналів із різних зон кори на інтернейронах і нейронах виходу. Для з'ясування цього питання були проаналізовані ефекти, які спостерігались на сумісну стимуляцію у інтернейронів: у 123 наподразнення ЗК+ССК, у 128 - ЗК+ССК, у 121 - СК+ССК і у 119 - ЗК+СК+ССК, а також у 29 Н виходу. Дані аналізу представлені в табл. 1 і 4.

Потрібно відмітити, що характер реакцій Н на комплексні подразнення різниці ПСЗ істотно відрізнявся від тих, що розвивалися при їх ізольованому пред'явленні. В поодиноких випадках реакція могла бути алгебраїчною сумою відповідей на ізольоване застосування стимулів, а в більшості це був якісно новий прояв активності Н. Заслуговує уваги те, що багато Н, які не проявляли суттєвих реакцій на ізольоване подразнення, при одночасній стимуляції двох трьох ПСЗ проявляли чіткі відповіді, тобто, у таких Н спостерігалася прихована конвергенція. Виходячи з цього, можна рахувати, що кількість Н, які зазнають впливу із декількох ПСЗ (бі- і трикоркових), значно більша, ніж та, яку можна виявити при аналізі реакцій

Н на ізолювану Іх стимуляцію.

Можна бачити (табл. 4), що співвідношення початково збуджувальних реакцій у Н виходу при комплексній стимуляції ЗК+СК складо 1,4:1, ЗК+ССК - 0,9:1, СК+ССК - 0,6:1 і ЗК+СК+ССК - 0,2:1. Цікаво, що при сумісній стимуляції у значного числа Н виходу реакція була представлена зміною паттерну генерації ПД.

Збуджувальні реакції мали ЛП 14-240 мс і у більшості Н вони виникали через 17-40 мс. Тривалість фази початкового збудження складала 20-160 мс, а фази гальмування - 60-250 мс. Одержані результати свідчать, що понад 90% Н виходу ТАД зазнають впливу із декількох ПСЗ.

Таблиця 4.

Розподіл реакцій фоновоактивних Н виходу на комплексні подразнення ПСЗ

| Характер реакції | Кількість реагуючих Н на стимуляцію | | | |
|------------------|-------------------------------------|-----------|-----------|-----------|
| | ЗК+СК | ЗК+ССК | СК+ССК | ЗК+СК+ССК |
| Збудження | 13(44,8%) | 8(27,6%) | 7(24,1%) | 2(6,9%) |
| Гальмування | 9(31,0%) | 9(31,0%) | 11(37,9%) | 10(34,5%) |
| Зміна паттерну | 7(24,1%) | 12(41,4%) | 11(37,9%) | 17(58,6%) |

Із даних табл. 1 і 4 також видно, що при сумісних подразненнях двох ПСЗ співвідношення збуджувальних та гальмівних реакцій наближається до значення 1:1, а у випадку стимуляції трьох ПСЗ як і при ізолюваному подразненні ЗК і СК спостерігаються переважно гальмівні впливи, і при стимуляції ССК - збуджувальні. У монокоркових Н ефекти взаємодії в більшості випадків мали характер дифузної зміни ФІА, а у бі- і трикоркових клітин реакції на ізолюване подразнення ПСЗ істотно відрізнялись від реакцій на комплекс. Якщо при ізолюваній стимуляції різних ПСЗ спостерігалися гальмівні реакції, то і в разі сумісного їх подразнення, ефект взаємодії (сім Н) виражався в поглибленні і збільшенні тривалості гальмівної фази на 15-38%. Збуджуючі ефекти, в таких випадках, а їх всього два, посилювались на 12-27%. Наявність взаємодії ми вбачали і тоді (28 випадків із 37), коли спостерігалася відсутність відповіді на сумісну стимуляцію

трьох ПСЗ (табл. 4), оскільки при ізольованому подразненні однієї або двох ПСЗ такі Н відповідали. Отже, є підстави вважати, що сигнали із одної ПСЗ, можуть посилювати, зменшувати, блокувати, розгальмовувати впливи із іншої зони кори, як у інтернейронів, так і Н виходу.

Характеристика взаємодії на Н ТАД сигналів із ПСЗ одноім'яної півкулі з транскалозальними послідами. Сумісне подразнення ЗК+ТКП було пред'явлено 46 інтернейронам ТАД і у 33 (71,7%) з них виявлено ефекти взаємодії (табл.4). При цьому у 12 (26,1% від 46) Н спостерігалася реакція збудження, у 19 (41,3%) - гальмування, а у двох (4,3%) відповідь виражалася в заміні патерну ІА без істотного підсилення чи зниження частоти генерації ПД.

Порівняння кількісних та якісних характеристик реакцій одних і тих Н на ізольовані та комплексні подразнення показало, що вони, у більшості випадків, істотно відрізняються. Це наочно ілюструють дані табл. 1 і 3. При комплексній стимуляції змінюються параметри реакцій збудження і гальмування. Спостерігали і заміну знака реакції. Так, із 11 нервових клітин, що проявляли реакцію збудження на подразнення ЗК, при сумісній стимуляції (ЗК+ТКП) реакції збудження виявлено тільки у двох клітин. У 18 Н спостерігалася поглиблення та збільшення тривалості періоду гальмування. Звертає на себе увагу те, що комплексна стимуляція зменшує кількість Н, що реагують фазними реакціями і збільшує кількість клітин, реакція яких була висловлена зміною патерну. Так, при ізольованому пред'явленні подразнення на ЗК фазні реакції спостерігалися у 40% випадків, а при сумісному ЗК+ТКП такого типу реакції виявлено тільки в 9% випадків.

Одночасне подразнення СК+ТКП пред'являлося 41 Н і тільки у дев'яти (22,0%) із них така стимуляція викликала реакції. При цьому всього один нейрон збуджувався, а вісім гальмувалося (співвідношення З:Г - 0,12:1). Таким чином, при поєднанні коркових подразнень спостерігаються переважно гальмівні ефекти, і, в цілому, значно зменшується кількість Н, в ІА яких можна було виявити зміну імпульсації (див. табл. 1 і 3). На комплекс СК+ТКП реагувало 77,1% тестованих нейронів і співвідношення З:Г - 1,8:1, тобто переважали збуд-

жувальні реакції. Більшість відповідей були фазного типу. Слід звернути увагу на те, що при ізольованому подразненні ССК співвідношення З:Г становило 3,2:1, а ТКП - 0,25:1. Отже, при комплексній стимуляції ССК+ТКП значно менше Н проявляють реакції збудження, ніж при ізольованому подразненні ССК, оскільки впливи із цих ділянок кори протилежно направлені. Результатом взаємодії сигналів можна вважати і те, що при комплексних подразненнях не розвивається антидромний ПД.

Вплив сигналів із ПСЗ на розвиток антидромних ПД у Н виходу. В зв'язку з тим, що переважна більшість Н виходу не генерували спонтанних ПД або мали низьку частоту ФІА, для з'ясування особливостей впливу сигналів із різних зон кори на їх функціональний стан нами застосовувався засіб парних стимулів. Тестом зміни функціонального стану таких Н служив антидромний ПД, який викликали стимуляцією підкоркової БР. Такий засіб, при позаклітинному відведенні імпульсної активності, дозволяє оцінити, як змінюється збудливість саме цієї клітини, що досліджується. При застосуванні у вигляді кондиціонуючого подразнення ЗК, СК та ССК одноім'яної гемісфери і ТКП, а тестуючого - стимуляції БР, було досліджено 24 фоновоактивних Н виходу.

Проаналізовано 96 варіантів парної послідовної стимуляції і в 90 випадках виявлено ефекти взаємодії обумовленої стимуляції ПСЗ на тест-відповідь. Ефекти взаємодії у вигляді полегшення виявлено в 14 (14,6%) випадках, пригнічення - в 76 (79,2%), а в шістьох (6,2%) випадках ефектів взаємодії не виявлено.

Ефекти парної стимуляції були вивчені і у 100 фоновонеактивних Н. Проаналізовано 348 графіків і в 287 (82,5%) випадках виявлено зміни функціонального стану Н. Полегшення тест-реакції виявлено в 62 (17,8%) і пригнічення - в 225 (64,7%) випадках.

Ефекти полегшення та пригнічення у різних Н і при різних сполученнях пар стимулів спостерігалися при певних інтервалах між стимулами. В разі застосування кондиціонуючого подразнення ЗК полегшення Н спостерігалось на 4-20 мс (8,9±2,2 мс), СК - 4-30 мс (12,3±3,8 мс) і ССК - 4-28 мс (10,4±4,8 мс). В дев'ятох випадках впродовж 50 мс виявлено два періоди полегшення: нетривалого (4-12 мс) першого і

більш довготривалого (20-30 мс) - другого. Треба позначити, що полегшення тест-реакції спостерігалось не тільки в тих випадках, коли при ізольованому застосуванні подразнення відповідної ПСЗ виникала реакція збудження, а і в деяких випадках, навіть гальмівного типу.

Тривалість пригнічення при кондиціонуючі стимуляції ЗК складала 30-290 мс ($71,3 \pm 16,9$ мс), СК - 30-320 мс ($94,5 \pm 23,8$ мс), ССК - 10-210 мс ($35,7 \pm 27,1$ мс) і при ТКП - 40-340 мс ($179 \pm 43,7$ мс). В разі взаємодії по типу пригнічення ЛП тест-реакції (антидромного ПД) мав більші значення і варабільність ($P < 0,05$), аніж при ізольованому подразненні БР. Збільшення ЛП антидромного ПД у різні періоди після кондиціонуючих посилок вказує на те, що Н ТАД зазнають гальмівних впливів циклічно і тривалий час. Аналогічні ефекти у Н ТАД спостерігали і при парній стимуляції релейних (внутрішнього і зовнішнього колінчатих тіл) та асоціативного заднього латерального ядра таламусу /Яновський, 1986; Серков, 1989/.

При кондиціонуючому ТКП реакцій полегшення не виявлено, а пригнічення тест-реакції починало спостерігатись при інтервалах між стимулами 8-12 мс або 24-28 мс. У більшості Н виходу ТКП пригнічувало розвиток антидромного ПД більш тривалого часу, ніж ПСЗ.

ДЕЯКІ ПІДСУМКИ

На підставі результатів дослідження реакцій Н ТАД на стимуляцію підкоркової БР серед нервових клітин ТАД виділено дві групи Н: інтернейрони внутрішньокоркових нейронних ланцюгів (60,7%) і Н виходу (39,3%). Серед інтернейронів 8,5% клітин являли собою Н входу, оскільки на подразнення БР активувалися моносинаптично. Таке кількісне співвідношення узгоджується з описаними в літературі даними /Stierade et al., 1978; Павленко, 1983; Папоян, Санарджян, 1983/.

Дані цієї роботи дозволяють скласти певне уявлення про організацію функціональних зв'язків первинних сенсорних зон кори з нейронами різних ланок тім'яної асоціативної ділянки неокортексу. Встановлено, що незначна частина Н ТАД мають безпосередній зв'язок з ПСЗ. Серед таких Н є такі, котрі стоять на вході і виході, або являють собою інтернейрони

внутрішньокоркових ланцюгів передачі і переробки інформації, яка поступає в цю ділянку кори мозку із субкортикальних структур. Слід зауважити, що, аналізуючи літературні джерела, ми знайшли дані про можливість прямого зв'язку ПСЗ з ТАД /Силаков, Сенаторов, 1986/. Проте, наші дані свідчать, що тільки поодинокі фоновоактивні Н ТАД при подразненні цих зон отримують надпорогові моносинаптичні впливи, спроможні викликати імпульсні реакції, а фоновонеактивні Н виходу зовсім не проявляють імпульсних реакцій на подразнення ПСЗ.

Ми вважаємо, що основна маса Н ТАД, в тому числі і Н виходу, отримує сигнали з ПСЗ по ді- та полісинаптичним шляхам і такі впливи достатньо суттєво модулюють і корегують функціональний стан Н всіх ланок паріетальної кори.

Функціональна організація зв'язків ПСЗ з ТАД істотно відрізняється від організації входів в тім'яну кору із специфічних ядер таламуса, тому що на стимуляцію цих структур більшість Н ТАД генерують один або декілька ПД і подібна до організації входів із асоціативних ядер таламуса, оскільки стимуляція цих ядер викликає ефекти аналогічні тим, які спостерігаються при стимуляції ПСЗ (Dubner, Rutledge, 1965; Артеменко, Мамонец, 1974; Волошин и др., 1985)

Експериментальні дані показують, що в Н ТАД при стимуляції ПСЗ здійснюються складні і довготривалі перебудови імпульсної активності. Реакції Н ТАД на подразнення різних ПСЗ мають значну подібність у вираженості, динаміці і часу їх появи, що може указувати на подібність організації входів. За ефективністю прояву реакцій у Н ТАД сенсорні зони кори розмістилися в такій послідовності - ЗК, ССК, СК і гомотопна ділянка протилежної півкулі. Слід відзначити, що в такій послідовності розподіляються входи від периферічних рецепторних систем відповідної модальності /Казаков, Евтушенко, 1976; Leinonen, 1984; Силаков и др., 1985; Ільичева, 1992/. Нам не вдалося виявити істотних ознак в організації входів із різних ПСЗ як ні на Н входу, інтернейронах і Н виходу, так ні на моно-, бі- і трикоркових нервових клітинах. На поодинокую ізольовану стимуляцію первинних ЗК, СК і ССК, кількісні характеристики Н ТАД, що реагують, істотно не відрізнялися, а якісні - у кожного нейрона були індивідуальними, незалежно від того, знаходилися вони на вході, чи

ІНБ ім. В. Стефаника
АН України

виході коркових ланцюгів ТАД. Із цього можна зробити висновок, що з кожним окремим Н ТАД функціональні зв'язки з різних ПСЗ мають свою вагу і ефект подразнення завжди залежить від впливів з інших джерел. Можливо це і визначає специфічність ТАД.

Експериментальний матеріал дозволяє вважати, що аферентці, котрі надходять в ТАД по кортико-кортикальним, кортикопетальним та транскалозальним каналам взаємодіють на всіх її рівнях, і тим самим забезпечують інтеграцію сигналів. Моносинаптична конвергенція входів із різних ПСЗ на Н виходу якщо і є, то, напевно, надто в обмеженій кількості клітин, або такі зв'язки є малоефективними. В результаті такої інтеграції на вихід із ТАД передаються біологічно значимі імпульсні посилювачі. В цьому, мабуть, і відбивається причетність ТАД в додатковому і, нерідко, заключному аналізі полісенсорної інформації. Можна думати, що в цих процесах істотна роль належить і транскалозальним, переважно гальмуючим впливам.

Потрібно відмітити, що характер реакцій Н на комплексні подразнення істотно відрізняється від тих, що розвиваються при їх ізольованому пред'явленні. В окремих випадках реакція могла бути алгебраїчною сумою відповідей на ізольоване застосування стимулів, а в більшості це був якісно новий прояв активності Н. Заслуговує уваги і те, що багато Н, які не проявляли суттєвих реакцій на ізольоване подразнення, при спільній стимуляції двох трьох ПСЗ проявляли чіткі відповіді, тобто, у таких Н спостерігалася прихована конвергенція. Одержані результати свідчать, що більше 90% Н виходу ТАД зазнають модулюючих впливів із декількох ПСЗ. Виходячи з цього, можна рахувати, що кількість Н, які зазнають впливу із декількох ПСЗ (бі- і трикоркових), значно більша, ніж та, яку можна виявити при аналізі реакцій Н на ізольовану їх стимуляцію.

Фактичний матеріал, який представлено в цій роботі, дозволяє стверджувати, що в ТАД на основі переробки гетеросенсорної інформації, яка надходить до неї через ПСЗ і формує імпульсні посилювачі, котрі, як відомо /Коренж, Хитрова, 1986; Коренж, 1987, 1990; Ильичева, 1992; Книга, 1995/, по прямим зв'язкам передаються на загальні кінцеві виходи,

де істотно впливають на формування імпульсних команд. Крім цього, одержані результати дають підставу припустити, що в природних умовах сигнали із різних ПСЗ, взаємодіючи поміж собою стабілізують співвідношення збуджених і загальмованих Н ТАД, чим і забезпечують оцінку і розпізнання складних сенсорних стимулів. Виходячи з цього стає більш зрозумілим патогенез відомих агнозій ("душевна глухість", "душевна сліпота" і т.ін.) і, отримує підтвердження положення про важливу роль афферентної імпульсації із ПСЗ для нормального протікання аналітико-синтетичних процесів на рівні ТАД, які лежать в основі визначення і оцінки значення діючих на організм подразників.

Слід сказати і про те, що результати нашого дослідження ще раз підтвердили відомий факт, що зв'язки між ТАД і ПСЗ є односторонні і направлені із ПСЗ в ТАД.

ВИСНОВКИ

1. В гострих дослідах встановлено, що подразнення первинних зорової, слухової та соматичної сенсорних зон кори викликає зміну функціонального стану більш як у 2/3 інтернейронів внутрішньокоркових ланцюгів ТАД. Співвідношення початково збуджуваних і початково гальмівних реакцій у інтернейронів на подразнення гомотопної зони протележної півкулі складало 0,25:1, зорової кори - 0,3:1, слухової - 0,6:1, і соматичної - 3,2:1. Збуджувального і гальмівного типу реакції більш як у половини досліджених клітин мають фазний характер.

2. Аналіз ЛП ортодромних збуджувальних і гальмівних реакцій показав, що переважна більшість (понад 95%) інтернейронів і Н виходу ТАД зазнають впливу із ПСЗ по ді-1/або полісинаптичним шляхам. Моносинаптичні збуджувальні впливи із ЗК заанють 3,8% інтернейронів і 6,9% Н виходу, із СК - 1,7 і 3,4% відповідно, а із ССК моносинаптичні зв'язки виявлено тільки у 4,0% інтернейронів ТАД. Це свідчить, що вихідні сигнали Н ТАД формуються в наслідок взаємодії гетеромодальних сигналів, які надходять в цю ділянку неокортексу по кортико-кортикальним, кортикопетальним і транскалозальним шляхам.

4. Показано, що при спільних коркових подразненнях

спостерігаються переважно гальмівні ефекти. Динаміка нейронних відповідей при цьому суттєво відрізняється від тієї, яка спостерігається на ізольовані подразнення ПСЗ: зменшується кількість реагуючих Н і частка поліфазних реакцій; збільшується доля Н з початково гальмівною реакцією і тривалість початкових і постативаційних фаз гальмування.

5. Встановлено, що в наслідок широкого втягування Н ТАД в реакції, майже у 70% клітин ІІ внутрішньокоркових ланцюгів як збуджувальні, так і гальмівні впливи із однієї ПСЗ блокуються входами із інших зон кори. Видимо, входи із різних ПСЗ в ТАД організовані так, що можуть забезпечувати селекцію найбільш значимої інформації.

6. Методом парної стимуляції у 2/3 Н виявлено циклічні флуктуації їх функціонального стану. У значної частини Н виходу обумовлене подразнення ПСЗ зменшує імовірність розповсюдження з аксона на мембрану тіла клітини, викликаного стимуляцією БР ПД. При кондиціонуєчому ТКП, у переважній частині Н (89,8%) впродовж 50 мс спостерігається пригнічення збуджувальних і підсилення проявлення гальмівних реакцій, викликаних подразненням ПСЗ і БР.

7. В нейронах входу, інтернейронах і нейронах виходу внутрішньокоркових ланцюгів ТАД сигнали із ПСЗ можуть посилювати, зменшувати, блокувати і розгальмовувати впливи із інших джерел. Із первинних зорової і слухової зон кори та з гомотопного пункту протилежної півкулі в тім'яну кору надходять переважно гальмуючі впливи, а із первинної соматичної і по кортикопетальним входам - збуджуючі. Це свідчить, що механізм підтримки і зрушення функціональної рівноваги процесів збудження і гальмування в тім'яній асоціативній ділянці неокортексу реалізується взаємодією кортико-кортикальних, кортикопетальних і транскалозальних впливів.

Список друкованих робіт за темою дисертації

1. Сідякін В.Г., Коренюк О.І., Бруннер Є.Ю., Коренюк І.І. Реакції нейронів поля 5 тім'яної асоціативної ділянки на стимуляцію первинних сенсорних зон неокортексу // XIV з'їзд Українського фізіологічного товариства ім. І.П.Павлова. Тези доповідей. Київ, 1994. - С. 79.
2. Коренюк І.І., Бруннер Є.Ю., Коренюк О.І. Реакції

нейронів тим'яної асоціативної ділянки кори головного мозку кішки на стимуляцію щелепної гілки трійчастого нерву // Там же.- С. 49-50.

З.Коренюк О.И., Сидякин В.Г., Коренюк И.И. Характеристики функционального состояния нейронов поля 5 при электрическом раздражении первичных сенсорных зон коры // Материалы международной научно-практической конференции; 25-27 октября 1995 г. Актуальные проблемы медицинской климатологии и климатотерапии. Ялта, 1995.- С.37.

Korenyuk O.I. "Electrophysiological investigation of the functional connections between parietal associative and sensory primary areas cortex."

The thesis for obtaining the akademik degree of candidate of biological sciences on the speciality 03.00.13 - Human and Animal physiology. Simferopol State University, Simferopol, 1996.

In acute experiment on the cats with extracellular microelectrodes registration the reaction of interneurons and outputa neurons parietal associative cortex on stimulation visual, auditory, somatosensory primary and homotopic cortical area contralateral hemisphere were investigated. Stimulation of sensory primary cortex releases oligo- and polysynaptic manycomponents initially excitatory are initially inhibitory responses of neurons associative cortex. Only some neurons this cortex have monosynaptic influence. Stimulation mainly inhibition spontaneous activity and responses on stimulation of subcortical white matter and stimulation of sensory primary cortex. Convergence and interaction influences from those cortical areas on identified neurons were investigated.

Key words: parietal cortex, sensory cortex area, neurons, impulsive activity, convergence, interaction.

Аннотация

Коренюк О.И. Электрофизиологическое исследование функциональных связей между теменной ассоциативной и первичными сенсорными зонами коры.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.13 - физиология человека и животных. Симферопольский госуниверситет, Симферополь, 1996.

В острых опытах на кошках с использованием внеклеточного отведения исследовали реакции интернейронов и нейронов выхода теменной ассоциативной области (ТАО) на стимуляцию зрительной, слуховой, соматической первичных сенсорных зон (ПСЗ) одноименного полушария и гомотопного участка ТАО противоположной гемисферы. Стимуляция ПСЗ вызывает у большинства исследованных нейронов ТАО, в том числе и у нейронов выхода, олиго- и полисинаптические многокомпонентные начально возбуждающие или начально тормозные ответы. Лишь незначительное число нейронов ТАО испытывает моносинаптические влияния. Транскаллозальное раздражение вызывает преимущественно торможение фоновой и вызванной, раздражением ПСЗ и подкоркового белого вещества, импульсной активности нейронов всех внутрикорковых звеньев переработки информации. Выявлены особенности конвергенции и взаимодействия влияний из указанных структур на идентифицированных нейронов.

Ключові слова: тім'яна асоціативна кора, сенсорні зони кори, нейрони, імпульсна активність, конвергенція, взаємодія.



Отпечатано на базе Крымского РЦНТЭИ

Заказ № 147. Тираж 100 экз. 20.03.96 г.

W. H. R. S. H.

445881

AB 34.416

AB 34.416