

57  
А-59

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ОБЪЕДИНЕННЫЙ СОВЕТ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

---

В.М.Сторожук

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА  
И СВЯЗИ НЕЙРОНОВ СОМАТО-СЕНСОРНОЙ КОРЫ

102 - Физиология человека и животных

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Киев - 1969

7-33  
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ОБЪЕДИНЕННЫЙ СОВЕТ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

---

В.М.Сторожук

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА  
И СВЯЗИ НЕЙРОНОВ СОМАТО-СЕНСОРНОЙ КОРЫ

102 - Физиология человека и животных

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Киев - 1969

АКАДЕМИЯ НАУК

ОБЪЕДИНЕННЫЙ СОВЕТ

---

В.М.Стр

ФУНКЦИОНАЛЕ  
И СВЯЗИ НЕЙРОНОВ

102 - Физиология

А в т о р е  
диссертации на со  
доктора биолог

Киев - 1

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР  
—  
ОБЪЕДИНЕННЫЙ СОВЕТ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

---

В.М.Сторожук

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА  
И СВЯЗИ НЕЙРОНОВ СОМАТО-СЕНСОРНОЙ КОРЫ  
102 - Физиология человека и животных

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Киев - 1969

Работа выполнена в Институте математики СО АН СССР /директор – академик АН СССР С.Л.СОБОЛЕВ/ и в Институте физиологии им. А.А.Богомольца АН УССР /директор – член-корреспондент АН СССР П.Г.КОСТЮК/.

Научный консультант – член-корр. АН УССР, проф.Ф.Н.СЕРКОВ.

Диссертация изложена на 427 страницах машинописного текста и состоит из введения, литературного обзора, методики, изложения собственных исследований /восемь глав/, обсуждения результатов и выводов. Текст иллюстрирован 57 рисунками и 9 таблицами. Список литературы содержит 572 отечественных и зарубежных источников.

Официальные оппоненты: проф. Н.В.БРАТУСЬ, проф.П.Д.ХАРЧЕНКО, доктор мед. наук М.Ф.ШУБА.

Защита состоится на заседании Объединенного совета биологических наук АН УССР "5" июня 1969 г.

Автореферат разослан "30" апреля 1969 г.

Отзывы на автореферат просьба направлять по адресу: Киев, 30, ул. Владимирская, 54, комн. 61. Объединенный совет биологических наук АН УССР.

Центральная научная  
БИБЛИОТЕКА  
Академии наук Киргизской ССР

В последние 15 лет благодаря микроэлектродным электрофизиологическим исследованиям получены важные данные о функциональных свойствах и связях корковых нейронов, их рецепторных полях, поновому оценена структурно-функциональная нейронная организация сомато-сенсорной, слуховой и зрительной коры. Особенно велико значение микроэлектродных исследований для анализа одной из сложнейших проблем нейрофизиологии – судьбы периферического сигнала, поступившего в кору /Воронцов, 1963/. Конечно, многие вопросы этой проблемы еще ждут своего решения.

В сомато-сенсорной коре, например, подробно исследован характер нейронных реакций на периферические раздражения /Амассиан, 1953, 1961; Маунткастл и сотр., 1957; Брукс и сотр., 1961; Бьюэ и Эмбер, 1961; Фадеев, 1965; Воронин, 1966; Василевский, 1967; Коштыова и Рабинович, 1967 и др./.. Однако при этом не всегда учитывалось, какая роль в этих реакциях принадлежала нейронам с фоновой импульсной активностью и значение этой активности в формировании типов нейронных реакций, какие особенности распределения активных нейронов по вертикали коры и соответствие места их регистрации первичной проекционной зоне для раздражаемого нерва, какая продолжительность вовлечения в ответ на одиночное раздражение новых нейронов и чем она обусловлена. В исследованиях корковых механизмов значительное внимание уделялось выяснению особенностей активации нейронов неокортекса при раздражении неспецифических ядер таламуса /Демпси и Морисон, 1942, 1943; Джаспер, 1956, 1963; Ли, 1956; Ли и соавт., 1956; Спенсер и Брукхарт, 1961; Нарикашвили, 1962; Пурпура и сотр., 1962, 1963; Нацмиенто и соавт., 1964 и др./.. Но в литературе нет четких сведений о том, существуют ли в первичной проекционной зоне коры нейроны с преимущественной активацией от специфических и неспецифических таламических структур, какова роль той части периферического сигнала, которая поступает к коре через неспецифический таламус.

Пришедший в сомато-сенсорную кору сигнал вовлекает в реакцию

нейроны, расположенные на ее выходе, в частности нейроны пирамидного тракта. Их свойства изучены довольно подробно /Филиппо, 1956, 1959; Мартин и Бранч, 1958; Ли, 1959; Стефанис и Джаспер, 1964; Армстронг, 1965; Люкс и Поллен, 1966; Такахаша и сотр., 1967 и др./. Определено время вовлечения в ответ нейронов пирамидного тракта после поступления в кору периферического сигнала /Эдриан и Морущи, 1939; Асанума, 1959; Паттон и Амассиян, 1960; Тоу и сотр., 1963 и др./. Но непосредственным объектом изучения обычно служили нейроны пирамидного тракта, расположенные в двигательной зоне коры. Поэтому большой интерес представляло выяснить вопрос о том, когда в реакцию на периферический сигнал вступают нейроны пирамидного тракта первичной проекционной зоны сомато-сенсорной коры, с хорошо выраженным четвертым слоем, в чем различия вовлечения в ответ на периферический сигнал нейронов пирамидного тракта от других нейронов этой же зоны. Нет сведений и о том, когда в ответ на сигнал включаются нейроны сомато-сенсорной коры, посылающие аксоны к противоположному полушарию. Связь первичных проекционных зон сомато-сенсорной коры обоих полушарий изучена недостаточно, так как большинство работ, посвященных анализу транскортикальных ответов, выполнено на ассоциативных корковых зонах или на двигательной коре /Кэртис, 1940; Чанг, 1953; Пикок, 1953; Графштейн, 1959, 1963; Ли и Чоу, 1959; Латимер и Кеннеди, 1961; Асанума и Окуда, 1962 и др./.

В коре и других структурах головного мозга после периферических раздражений многие авторы регистрировали закономерные поздние изменения импульсной активности /Амассьян и Де Вито, 1954; Гроссер и Грютцнер, 1958; Кинг, 1961; Кройтцфельд, 1961; Брукс и сотр., 1961; Лиманский, 1962; Альб-Фессар и Кругер, 1962; Андерсен и соавт., 1964; Диванов, 1965; Кондратова, 1966 и др./. Тем не менее, нет четких сведений о том, какое влияние эти изменения оказывают на ответы нейронов к последующим сигналам, участвуют ли в этих реакциях особые системы корковых нейронов. Хотя в последнее время и появились работы, свидетельствующие о существовании функциональных связей неокортекса со структурами лимбической системы /Наймер и сотр., 1963, 1966; Богомолова, 1968; Макаров и Орлов, 1968/, наши знания об этих связях, их функциональных особенностях недостаточны. В то же время роль этих структур в работе неокортекса может быть исключительно важной.

Ответы на перечисленные вопросы, по-видимому, необходимый этап на пути решения общей проблемы о судьбе периферического сигнала, поступившего в первичную проекционную зону сомато-сенсорной коры. Экспериментальный материал, посвященный решению этих вопросов, его обсуждение и составляет предмет настоящей диссертационной работы.

#### М е т о д и к а

Опыты выполнены на кошках весом 2-3,5 кг под нембуталовым, нембутал-хлоралозным или эфирным наркозом. Нейронные и суммарные реакции регистрировались в ограниченном участке коры задней сигмовидной извилины, впереди от ее ямки. К нему проецируют нервы плечевого сплетения, от него отходит большое число волокон, вступающих в пирамидный тракт. Нам казалось, что количественное сопоставление результатов различных опытов может быть проведено только при изучении реакций одиночных нейронов в строго постоянном корковом участке при однотипных вызванных потенциалах.

Раздражающие электроды накладывались на нервы плечевого сплетения /локтевой, поверхностный лучевой и срединный/ и пирамиды продолговатого мозга. Доступ к пирамидам осуществлялся со стороны основания черепа после трахеотомии и удаления мягких тканей. Биполярные игольчатые электроды с помощью стереотаксического аппарата подводились к переключательному вентро-постеролатеральному ядру /ВПЛ/, к неспецифическому центральному медиальному ядру /ЦМЯ/ таламуса, к базолатеральным ядрам миндалинного комплекса и структурам заднего гипоталамуса /мамиллярным телам, маммилло-таламическому тракту/. После вскрытия черепа и твердой мозговой оболочки над сигмовидными извилинами раздражающие биполярные электроды иногда располагались на коре в месте отведения и в симметричном участке коры противоположного полушария. Для уменьшения пульсовых движений коры дренировался четвертый желудочек, кора в месте отведения прижималась плексигласовой пластиной. Эксперимент начинался спустя 4-6 часов после окончания операции. В опытах с раздражением пирамидного тракта и подкорковых ядер внутривенно вводился  $\alpha$ -тубокурарин, животное находилось на искусственном дыхании.

Вызванные потенциалы отводились серебряным шариковым электродом диаметром 0,5 мм, активность нейронов отводилась стеклянными микропипетками, заполненными 3 М раствором хлористого калия, сопротивлением 7-20 Мом. Референтный электрод укреплялся на носовых костях. Электрические потенциалы от микроэлектрода через катодный повторитель, а от макроэлектрода непосредственно подавались на входы усилителей УБП-02 и поступали на два запараллеленных двухлучевых осциллографа "Крыжик" Д-581, и на осциллограф визуального контроля "Коссэр". Потенциалы регистрировались на движущуюся фотопленку лентопротяжного механизма "Меопта" и покадренно киноаппаратом КСР-1. Импульсная активность нейронов регистрировалась также на магнитофоне "Яуза-10". Для раздражений использовались два генератора ЭСТ-7 с радиочастотными выходами. Продолжительность стимулов 0,5- мсек, их амплитуда подбиралась по порогу, необходимому для появления соответствующего типа вызванного потенциала и увеличивалась затем примерно в 3 раза. Всего в 252 опытах зарегистрирована активность 3554 нейронов. После обработки фотопленок скрытые периоды ответов нейронных и суммарных корковых реакций оценивались статистически. Фоновая импульсная активность нейронов обрабатывалась на ЭМ. Локализация раздражающих электродов в подкорковых структурах проверялась с помощью гистологических методов.

#### Фоновая активность нейронов сомато-сенсорной коры

Число нейронов с фоновой импульсной активностью можно определить из отношения количества встречаемых при погружении микроэлектрода фоновых-активных нейронов к определяемому в данном участке коры гистологически общему числу нейронов, импульсная активность которых могла бы отводиться микроэлектродом, по формуле:

$$\frac{n}{N} = \frac{h}{\beta \rho \pi r^2 h}$$
, где  $n$  - среднее число встречаемых активных нейронов при погружении микроэлектрода на глубину  $h$ , соответствующую ширине коры;  $N$  - общее число нейронов, импульсная активность которых могла быть зарегистрирована;  $\beta$  - средняя плотность нейронов в гистологическом препарате /число нейронов в кубике с ребром 100 мк/;  $\rho$  - коэффициент объемного сморщивания коры при гистологической обработке;  $r$  - радиус, в пределах которого микроэлектрод отводит импульсную активность нейронов.

Нейрогистолог Косарева В.З., исследовавшая эту зону, показала, что средняя плотность нейронов в гистологическом препарате равна  $40,7 \pm 2,3$  нейрона. В глубине коры плотность меньше средней величины, а к поверхности она возрастала, достигая на уровне второго слоя  $100 \pm 2,2$  нейрона в  $100^3$  мк<sup>3</sup>. Коэффициент объемного сморщивания  $/\rho/$  при использованной гистологической обработке был равен 0,57. Средняя плотность нейронов в нативной коре для всего участка поэтому составила  $23,2 \pm 1,4$  нейрона, при плотности во втором слое 57 и в шестом 16,6 нейронов. Средняя ширина изучаемой зоны коры в гистологическом препарате была 1672 мк /1430-1855 мк/. Ширина нативной коры, учитывая сморщивание препарата по вертикали до 76,3%, в среднем была равна 2191 мк. Глубина залегания шести слоев соответствовала 0-146; 147-294; 295-803; 804-1079; 1080-1439; 1440-2191 мк от поверхности коры.

Однократное погружение микроэлектрода до глубины 2200 мк при средней глубине наркоза сопровождалось регистрацией в среднем 6,2 нейрона с импульсной активностью. На кураризированных кошках под поверхностным нембуталовым и эфирным наркозом при однократном погружении в среднем встречалось 10 фоновых-активных нейронов. Максимальный радиус, в пределах которого микроэлектрод еще мог отводить активность нейрона, составлял примерно 100 мк, что совпадает с данными других авторов. Для определения среднего радиуса электрических полей фоновых-активных нейронов применена формула расчета радиуса по величине средней хорды /Ливанов, 1965/. Средняя хорда оказалась равной 62 мк, что соответствовало среднему радиусу около 40 мк /39,5 мк/. Ширина коры, средняя плотность нейронов и радиус регистрации их импульсной активности позволили заключить, что в "поле зрения" микроэлектрода при одном погружении попадало 257-1600 нейронов, а число фоновых-активных нейронов при среднем уровне наркоза составляло 0,38-2,4% и при выходе из наркоза 0,62-3,9%, т.е. увеличивалось примерно на 60%. При среднем уровне нембуталового наркоза треть фоновых-активных нейронов /420 из 1460/ была отведена от пятого слоя коры /глубина 1000-1400 мк/. Это почти в пять раз превышало число активных нейронов, зарегистрированных на уровне 0-400 мк, хотя плотность нейронов во втором слое примерно в два раза выше плотности нейронов пятого слоя. Сходное распределение активных нейронов

Вызванные потенциалы отводились серебряным шариковым электродом диаметром 0,5 мм, активность нейронов отводилась стеклянными микропипетками, заполненными 3 М раствором хлористого калия, сопротивлением 7-20 Мом. Референтный электрод укреплялся на носовых костях. Электрические потенциалы от микроэлектрода через катодный повторитель, а от макроэлектрода непосредственно подавались на входы усилителей УБП-02 и поступали на два запаралеленных двухлучевых осциллографа "Крыжик" Д-581, и на осциллограф визуального контроля "Коссор". Потенциалы регистрировались на движущуюся фотопленку лентопротяжного механизма "Меопта" и подаваемо киноаппаратом КСР-1. Импульсная активность нейронов регистрировалась также на магнитофоне "Яуза-10". Для раздражений использовались два генератора ЭСТ-7 с радиочастотными выходами. Продолжительность стимулов 0,5- мсек, их амплитуда подбиралась по порогу, необходимому для появления соответствующего типа вызванного потенциала и увеличивалась затем примерно в 3 раза. Всего в 252 опыта зарегистрирована активность 3554 нейронов. После обработки фотопленок скрытые периоды ответов нейронных и суммарных корковых реакций оценивались статистически. Фоновая импульсная активность нейронов обрабатывалась на ЭВМ. Локализация раздражающих электродов в подкорковых структурах проверялась с помощью гистологических методов.

Фоновая активность нейронов сомато-сенсорной коры

Число нейронов с фоновой импульсной активностью можно определить из отношения количества встречаемых при погружении микроэлектрода фоновых активных нейронов к определяемому в данном участке коры гистологически общему числу нейронов, импульсная активность которых могла бы отводиться микроэлектродом, по формуле:

$$\frac{n}{N} = \frac{h}{\beta \rho \pi r^2 h} \cdot$$

где  $n$  - среднее число встречаемых активных нейронов при погружении микроэлектрода на глубину  $h$ , соответствующую ширине коры;  $N$  - общее число нейронов, импульсная активность которых могла быть зарегистрирована;  $\beta$  - средняя плотность нейронов в гистологическом препарате /количество нейронов в кубике с ребром 100 мк/;  $\rho$  - коэффициент объемного сморщивания коры при гистологической обработке;  $r$  - радиус, в пределах которого микроэлектрод отводит импульсную активность нейронов.

Нейрогистолог Косарева В.З., исследовавшая эту зону, показала, что средняя плотность нейронов в гистологическом препарате равна  $40,7 \pm 2,3$  нейрона. В глубине коры плотность меньше средней величины, а к поверхности она возрастала, достигая на уровне второго слоя  $100 \pm 2,2$  нейрона в  $100^3$  мк<sup>3</sup>. Коэффициент объемного сморщивания  $1/\rho$  при использованной гистологической обработке был равен 0,57. Средняя плотность нейронов в нативной коре для всего участка поэтому составила  $23,2 \pm 1,4$  нейрона, при плотности во втором слое 57 и в шестом 16,6 нейронов. Средний ширина изучаемой зоны коры в гистологическом препарате была 1672 мк /1430-1855 мк/. Ширина нативной коры, учитывая сморщивание препарата по вертикали до 76,3%, в среднем была равна 2191 мк. Глубина залегания шести слоев соответствовала 0-146; 147-294; 295-803; 804-1079; 1080-1439; 1440-2191 мк от поверхности коры.

Однократное погружение микроэлектрода до глубины 2200 мк при средней глубине наркоза сопровождалось регистрацией в среднем 6,2 нейрона с импульсной активностью. На кураризированных кошках под поверхностным нембуталовым и эфирным наркозом при однократном погружении в среднем встречалось 10 фоновых активных нейронов. Максимальный радиус, в пределах которого микроэлектрод еще мог отводить активность нейрона, составлял примерно 100 мк, что совпадает с данными других авторов. Для определения среднего радиуса электрических полей фоновых активных нейронов применена формула расчета радиуса по величине средней хорды /Диванов, 1965/. Средняя хорда оказалась равной 62 мк, что соответствовало среднему радиусу около 40 мк /39,5 мк/. Ширина коры, средняя плотность нейронов и радиус регистрации их импульсной активности позволили заключить, что в "поле зрения" микроэлектрода при одном погружении попадало 257-1600 нейронов, а число фоновых активных нейронов при среднем уровне наркоза составляло 0,38-2,4% и при выходе из наркоза 0,62-3,9%, т.е. увеличивалось примерно на 60%. При среднем уровне нембуталового наркоза треть фоновых активных нейронов /420 из 1460/ была отведена от пятого слоя коры /глубина 1000-1400 мк/. Это почти в пять раз превышало число активных нейронов, зарегистрированных на уровне 0-400 мк, хотя плотность нейронов во втором слое примерно в два раза выше плотности нейронов пятого слоя. Сходное распределение активных нейронов



сохранялось и при аппликации стрихнина. У животных под кураре, вышедших из наркоза, относительное число активных нейронов в пиллом слое уменьшалось и возрастало в третьем, четвертом и шестом слоях.

Небольшое число фоновых-активных нейронов во втором и третьем слоях не было связано с их малыми размерами, легкой повреждаемостью при охлаждении коры и ее надавливании микроэлектродом. Средние поперечные размеры нейронов, вычисленные по всей глубине коры через каждые 200 мк, оказались близкими между собой 19,5-11,6 мк/. Разделение нейронов по их поперечникам на три группы показало, что нейроны с поперечником 5-10 мк распределены по глубине коры почти равномерно, большое количество нейронов с поперечником 10-15 мк сосредоточено в поверхностных слоях, а общее количество клеток с поперечным размером более 15 мк невелико и имеет двугорбий характер распределения. У кошек, вышедших из эфирного наркоза, было проверено число фоновых-активных нейронов при последовательном погружении микроэлектрода в кору, выстилающую заднюю и переднюю стенки крестовидной борозды. Выяснилось, что количество активных нейронов в поверхностных слоях коры, погруженных в борозду, тоже снижено по сравнению с глубокими слоями, хотя влияние наркоза, охлаждения и надавливания на поверхность коры в этих опытах было минимальным.

Сравнения записей импульсной активности позволило выделить: режим одиночных импульсов, режим спаренных и тройных импульсов, режим групповых разрядов. Была предпринята попытка разделить нейроны по их фоновой активности на три группы: нейроны, которые генерировали одиночные импульсы, нейроны, которые генерировали преимущественно сгруппированные импульсы, и нейроны со смешанной фоновой ритмикой. Это деление близко к классификациям, проведенным и другими авторами. С целью выделения нейронных групп на основании особенностей их фоновой активности, в совместной работе с инженером Н.Н.Глушковым по составленным им программам с помощью ЭМ анализировалась работа 113 нейронов исследуемой зоны: 20 нейронов отведено у животных после эфирного наркоза, 93 - под поверхностным нембуталовым наркозом, в том числе 21 нейрон были идентифицированными нейронами пирамидного тракта. Для каждого нейрона были получены: график межимпульсных интервалов, график средней частоты разрядов в сек, график изменений среднего значения межим-

пульсных интервалов в зависимости от длительности реализации, линейная, логарифмическая и неурованная логарифмическая гистограмма распределения межимпульсных интервалов. Эти формы анализа не подтвердили существования четко очерченных нейронных групп в зависимости от их фоновой активности. Чтобы дать среднюю суммирующую оценку фоновой активности нейронов, с помощью ЭМ были вычислены первые четыре момента распределения межимпульсных интервалов для каждого нейрона и построены графики распределения каждого исходного момента для всей совокупности 113 нейронов. Показано, в частности, что лишь 14,7% исследованных нейронов имели среднюю частоту фоновой ритмики выше 20 импульсов в 1 сек, частота от 10 до 20 импульсов в 1 сек встречалась у 24% нейронов, 5-10 в 1 сек - у 39,7%. Остальные нейроны обнаруживали среднюю частоту менее 5 импульсов в 1 сек. Средняя величина межимпульсного интервала для всей выборки нейронов  $X=159,7$  мсек, среднее квадратическое отклонение - 139,2 мсек, коэффициент вариации - 0,872, коэффициент асимметрии - 2,214 и эксцесс - 5,607. Полученные данные свидетельствуют о значительных различиях в распределении межимпульсных интервалов обследованных нейронов. По-видимому, предположение о чисто случайном /пуассоновском/ процессе фоновой импульсной активности для многих нейронов не подтверждается.

Ответы нейронов первичной сомато-сенсорной коры на электрическое раздражение периферического нерва

Ответы нейронов на раздражение нервов обследовались: 1/ при среднем уровне нембуталового наркоза, 2/ при поверхностном наркозе под кураре, 3/ во время среднего и поверхностного наркоза в условиях аппликации на поверхность коры стрихнина. В первой серии исследовано 185 нейронов. Их ответы оказалось возможным разделить на 4 группы: А - 98 нейронов генерировали импульсы во время первичного ответа /ПО/; Б - 9 - генерировали импульсы во время ПО и следовой разряд спустя 200-400 мсек после раздражения; В - 37 - временно прекращали импульсную активность; Г - 16 - генерировали импульсы во время ПО и временно прекращали импульсную активность. 27 нейронов при многократных раздражениях нервов, сопровождающихся ПО, не меняли фоновой активности. Реакции типа А и Б хорошо проявлялись при уровне фоновой активности до 10 импульсов в 1 сек,

а реакции типа В и Г при более высоком исходном фоне. Изменение фоновой активности сопровождалось изменением типа нейронной реакции. Важно, что преимущественно те нейроны, которые имели фоновую импульсную активность, и отвечали на периферическое раздражение, т.е. импульсные ответы на приходящий в кору сигнал, осуществлялись небольшим числом нейронов.

При стимулах, трехкратно превышавших пороговый уровень, необходимый для появления ПО, скрытые периоды ответов нейронов для нейронных реакций типа А, Б и Г колебались от 6,4 до 52,4 мсек. Большинство нейронов с латентностью до 10 мсек было сосредоточено на глубине 800-1400 мк. Вариабельность их ответов невелика /  $\sigma < 1-2$  мсек/. На глубине 400-800 мк и 1400-2200 мк тоже встречались нейроны с коротким скрытым периодом ответа, но значительный удельный вес приобретали нейроны с латентностью 20-50 мсек. В глубоких слоях у отдельных нейронов, имеющих большой скрытый период, вариация ответа была максимальной /  $\sigma = 5-10$  мсек/.

Продолжительность прекращения фоновых импульсов у различных нейронов с реакциями типа В и Г колебалась в зависимости от исходного фона в пределах 170-450 мсек /для 39 нейронов  $\bar{X}=289,2 \pm 96,3$ /. Ни для одного нейрона коэффициент вариации тормозного периода не превышал 7,9%. Возобновление ритмики начиналось импульсами, следующими с более низкой частотой, чем исходный фон. Импульсный ответ нейрона на тестирующее раздражение того же нерва появлялся не ранее, чем при интервале 80-110 мсек. Исходная величина скрытого периода восстанавливалась через 140-190 мсек, а иногда и позже. На раздражение двух нервов один и тот же нейрон реагировал обычно однотипно, но с неодинаковым скрытым периодом. А в тех редких случаях, когда скрытые периоды ответов были примерно одинаковы, восстановление их исходной величины наступало через неодинаковые временные интервалы.

При среднем нембуталовом наркозе в условиях рассматриваемых опытов скрытый период ПО  $6,14 \pm 0,6$  мсек, продолжительность положительной фазы  $11,0 \pm 3,7$  мсек, отрицательной, непостоянной -  $19,7 \pm 5,6$  мсек. Сопоставление скрытых периодов отдельных нейронов с ПО показало, что 62,3% нейронов начинало отвечать во время положительной фазы ПО. Даже среди нейронов, отведенных от уровня 500-900 мк, значительная часть которых вовлекалась в ПО в отрицательной фазе, 20 из 34 генерировали первый импульс в положительную фа-

зу ответа. Все 10 нейронов, отвечавшие после отрицательной фазы ПО, отведены из глубины более 1 мм.

При поверхностном наркозе скрытый период ПО  $6,14 \pm 0,4$  мсек, продолжительность положительной фазы  $11,3 \pm 2,3$  мсек, отрицательной  $18,9 \pm 4,3$  мсек. В некоторых опытах за 2-3 мсек до возникновения положительной фазы развивалось небольшое положительное колебание, отрицательная фаза ПО нередко превышала положительную фазу. На раздражение нерва из 194 нейронов 124 отвечали по типу А, 32 - по типу В /из них 5 генерировали только следовой разряд/, 7 - по типу В, 6 - по типу Г. У 25 нейронов фоновая ритмика не изменялась. Средние величины скрытых периодов ответов колебались от 5,7 до 50,8 мсек. 63,9% нейронов генерировали первый импульс в положительной фазе ПО; основное количество нейронов вступало в реакцию через 12-18 мсек после стимула. Среди 49 нейронов, начавших импульсную активность во вторую фазу, 35 было отведено из глубины более 1000 мк. В этой серии опытов примерно в 4 раза возросло количество нейронов, генерировавших следовой ответ. В среднем, у 32 нейронов время его появления =  $293,1 \pm 52,6$  мсек. Скрытые периоды генерации первого импульса этими нейронами во время ПО колебались от 6,5 до 19,3 мсек, при  $\bar{X}=13,6 \pm 3,7$ . Самый короткий интервал появления ответа одиночного нейрона на тестирующий стимул того же или смежного нерва был равен 34 мсек. Восстановление исходной величины скрытого периода ответа наступало через 100-150 мсек. Средняя продолжительность прекращения импульсной активности у нейронов с типом ответа В и Г  $207,1 \pm 67,4$  мсек.

Реакции нейронов и характер ПО проверялись после аппликации на поверхность коры 1%-ного раствора стрихнина. Раздражение нерва вызывало ПО, сочетающийся со стрихнинным разрядом. Скрытый период такого ответа  $7,5 \pm 0,9$  мсек, продолжительность положительной фазы  $37,2 \pm 11,2$  мсек, отрицательной -  $88,1 \pm 19,3$  мсек. Спустя 40-50 минут после аппликации стрихнина раздражение нерва вело к развитию обычного ПО с большой отрицательной фазой. Его скрытый период  $6,1 \pm 0,6$  мсек, положительная фаза продолжалась  $14,2 \pm 3,2$  мсек, отрицательная -  $31,3 \pm 8,4$  мсек. Таким образом, совокупность нейронов, зарегистрированных в этой серии опытов, несколько неоднородна. Ответы на раздражение нервов при стрихнинном отравлении проверены у 111 нейронов. 80 нейронов отвечали по

типу А, 7 - по типу В, 17 - по типу Г. 6 нейронов не меняли активности. Ответы типа В не наблюдались. Но 16 нейронов с ответами типа А в серийных стрихнинных разрядах, которые развивались вслед за начальным ответом на раздражение нерва, генерировали группы импульсов; интервалы между ними колебались в промежутке 257+43,1 - 654+32,5 мсек. Через 10 мсек после стимула в реакцию вовлекались единичные нейроны. Число отвечающих нейронов резко возрастало в интервале 14-20 мсек. В положительную фазу отвечало 66 нейронов из 98 /67,3%. Число отвечающих нейронов в отрицательную фазу невелико; их распределение по вертикали коры равномерное. Ответы на тестирующий стимул появлялись при средней глубине наркоза не раньше 300-350 мсек, при поверхностном наркозе - через 150-250 мсек.

Активность 64 нейронов во время ПО зарегистрирована внутриклеточно. Большинство таких нейронов в связи с повреждением приобретало правильный ритм 50 и более импульсов в сек и на раздражение нерва временно прекращало импульсную активность на протяжении 100-200 мсек. 16 нейронов имели неправильный ритм невысокой частоты. В ответ на раздражение у них появлялась деполяризация амплитудой 2-5 мв, продолжавшаяся до 10 мсек, которая сопровождалась генерацией импульсов. Затем развивалась гиперполяризационная фаза с одновременным прекращением импульсной активности. Амплитуда гиперполяризации не превышала 5-8 мв, продолжительность ее достигала 100 мсек и более. Сходные явления наблюдались и при ПО на фоне стрихнинного отравления. Деполяризация мембраны у многих нейронов соответствовала положительной, а гиперполяризация обычно отрицательной фазе ПО.

Сравнение нейронных ответов в трех сериях опытов доказывает, что на периферическое раздражение отвечают преимущественно нейроны, обладающие фоновой ритмикой. Их распределение по вертикали коры соответствует распределению фоново-активных нейронов. Частота ритмики влияет на тип нейронного ответа. В формировании лобного типа нейронной реакции участвуют тормозные процессы. В реакциях типа В и Г они проявляются прекращением импульсной активности, а в реакциях типа А и Б внеклеточно тормозные явления обнаруживаются только при сочетании парных раздражений нерва. Доказательством активного тормозного процесса в коре служит регистрируемая внутриклеточно гиперполяризация нейронов после ответа на перифе-

ческий сигнал. Очевидно в связи с тем, что свыше 60% фонрово-активных нейронов имеют частоту импульсов не выше 10  $\pm$  1 сек, ответы типа А преобладают во всех опытах. Ответы типа В наиболее выражены при выходе животного из наркоза, типа В - при средней глубине наркоза, типа Г - при стрихнинном отравлении. Продолжительность вовлечения новых нейронов в импульсную активность занимает около 50 мсек. По скрытому периоду ответа, его вариабельности выделяются: 1/ нейроны, которые реагируют после стимула через 6-10 мсек / $\sigma < 1-2$  мсек/. 19 из 25 таких нейронов зарегистрированы на глубине 800-1400 мк, что соответствует примерно четвертому-пятому слою коры; 2/ основная группа нейронов включается в активность через 10-18 мсек после стимула. Вариабельность их ответов умеренна / $\sigma < 3-4$  мсек/; 3/ нейроны, отвечающие во время отрицательной фазы / $\sigma > 2-3$  мсек/; 4/ нейроны с большим скрытым периодом ответа и большой его вариабельностью / $\sigma = 5-10$  мсек/, расположенные на глубине более 1 мм.

Изменения активности нейронов первичной сомато-сенсорной коры при прямом электрическом раздражении и аппликации стрихнина

Предполагалось, что сравнение реакций нейронов в этих опытах с их реакциями во время ПО поможет выяснить, насколько продолжительность вовлечения корковых нейронов в ответ на периферический сигнал зависит от дисперсии поступающих импульсов и кака роль в формировании типов нейронных реакций принадлежит самим нейронам коры.

Ответы на прямое раздражение коры исследовались при средней глубине нембуталового наркоза. Подбирались такие раздражения, чтобы в суммарной реакции, кроме начального отрицательного потенциала, проявился второй, дополнительный отрицательный потенциал /Ройтбак, 1964/. Для подробного анализа отобрано 150 нейронов из 434 исследованных. У 15 нейронов наблюдался начальный ответ, состоящий из 1-2 импульсов, которые возникали спустя 1-20 мсек после раздражения, совпадая по времени с начальным отрицательным потенциалом. С усилением раздражения большие скрытые периоды укорачивались. При неизменной силе раздражения скрытый период ответа для каждого нейрона был устойчивым. Нейроны, гене-

рировавшие начальный ответ, имели фоновую ритмику менее 5 импульсов в I сек. У нейронов с фоновой активностью 10 и более импульсов в I сек хорошо выявлялось временное прекращение импульсной активности. 119 нейронов из 150 возобновляли импульсную активность спустя 200-500 мсек после раздражения, 26 - к концу первой секунды, 5 - на второй секунде. Примерно в начале 100 мсек после раздражения коры тестирующее раздражение нерва вообще не вызывало ответа; в последующие 100 мсек, если ответ нейрона возникал, его скрытый период превышал исходный. Восстановление фоновой активности после временного ее прекращения у большинства нейронов начиналось обычно с редких одиночных импульсов.

15 нейронов с редкими фоновыми импульсами через 250-600 мсек после стимула начинали восстановление фоновой активности с группового разряда, имеющего более высокую частоту, чем исходный фон. Иногда они генерировали и начальный ответ, напоминая реакцию типа Б во время П0. При ослаблении наркоза, кроме прямого коркового ответа, спустя 180-280 мсек после стимула, отводились периодические, чаще положительные колебания потенциала - послеразряды. Они сопровождалась изменениями импульсной активности нейронов. 20 нейронов, зарегистрированных во время послеразрядов, генерировали импульсы, совпадающие с колебаниями суммарного потенциала.

Таким образом, в реакциях нейронов на прямое электрическое раздражение коры проявлялись: начальный ответ, тормозной период, следовые явления. Начальный импульсный ответ обнаружен лишь у небольшого числа нейронов. По-видимому, он встречался бы чаще при индивидуальном подборе силы стимула. Оказывал влияние и наркоз. В подобных опытах под эфиром на прямое раздражение коры генерацией импульсов отвечал примерно каждый второй нейрон. Тормозной период проявлялся у всех нейронов, причем тормозная реакция и наступающие за ней следовые явления выражены при прямом раздражении коры более интенсивно, чем во время П0. Вовлечение в импульсную активность нейронов в условиях наших опытов не превышало 20 мсек, т.е. было укорочено по сравнению с соответствующим временем при П0 более чем в два раза. Это могло зависеть и от уменьшения дисперсии поступающего сигнала и от более выраженной тормозной реакции.

Второй способ, позволяющий вызвать активность нейронов коры, минуя периферический вход - провоцирование судорожных корко-

вых разрядов аппликацией стрихнина. В наших опытах стрихнинные разряды развивались через 2-5 мин. после аппликации стрихнина и удерживались 40-50 мин. Они имели вид трехфазных колебаний потенциала  $+ - +$ , хотя первая и особенно третья фазы выявлялись недостаточно четко. Общая продолжительность разряда варьировала от 70 до 120 мсек, амплитуда удерживалась в пределах 1-2 мв. При неглубоком наркозе разряды группировались в серии /до 8 разрядов в серии/ с частотой следования не выше 4 в I сек.

В этих опытах зарегистрирована активность 287 нейронов. Выделено три типа реакций: 1/ появление одного или нескольких импульсов в начале стрихнинного разряда; 2/ учащение импульсов в начале стрихнинного разряда и последующее временное прекращение импульсной активности; 3/ временное прекращение импульсной активности. Первый тип реакции проявлялся у нейронов с частотой фоновой ритмики менее 5 импульсов в I сек, второй - обнаруживался у нейронов с более частым фоном, третий тип реакции проявлялся при фоновой частоте 10 и более импульсов в I сек. У 137 нейронов время появления импульсов по отношению к началу стрихнинных разрядов и продолжительность прекращения импульсной активности было оценено статистически. Среди них первый тип реакции наблюдался у 62, второй - у 34, третий - у 41 нейрона. Из 96 нейронов, которые генерировали импульсы в начале стрихнинного разряда, 71 нейрон включался в активность в первые 20 мсек, что совпадало с первой положительной фазой стрихнинного разряда. Остальные 25 нейронов начинали генерировать импульсы в последующие 20 мсек, в начале отрицательной фазы разряда. В глубоких слоях коры некоторые нейроны генерировали импульсы перед стрихнинным разрядом или в самом его начале. Периоды прекращения импульсной активности во время разряда длились не менее 150-200 мсек и редко, у нейронов с реакцией третьего типа, превышали 500 мсек. Восстановление импульсной активности никогда не начиналось со следовых разрядов.

19 нейронов зарегистрировано при внутриклеточном отведении. Во время стрихнинного разряда мембрана нейронов сначала деполяризовалась, а затем гиперполяризовалась. Амплитуда деполяризации 5-10 мв, продолжительность - 10-20 мсек; амплитуда гиперполяризации 5-7 мв, продолжительность 50-170 мсек. Деполяризация чаще совпадала с первой фазой стрихнинного разряда, гиперполяризация - с его отрицательной и последующей положительной фазами. Во время

деполяризации нейрон генерировал один или группу импульсов. В некоторых случаях, по-видимому, в результате катодической депрессии импульсы, следующие за первым, значительно уменьшались в амплитуде и прекращались раньше, чем наступала гиперполяризация. Можно предполагать, что двуфазные изменения мембранного потенциала отдельных нейронов лежат в основе суммарного стрихнинного разряда.

Если нейрон, например, генерировал первый импульс через  $15,2 \pm 5,6$  мсек от начала суммарного стрихнинного разряда, то при возникновении разряда в ответ на раздражение нерва скрытый период ответа составлял  $15,9 \pm 2,2$  мсек. Такие же соотношения времени появления нейронных реакций наблюдались и в других случаях:  $20,4 \pm 2,2$  мсек в спонтанном стрихнинном разряде и  $20,6 \pm 0,6$  мсек в ответе на раздражение нерва;  $29,0 \pm 9,9$  мсек при спонтанном разряде и  $29,2 \pm 1,5$  мсек при раздражении нерва. Таким образом, скрытый период ответа нейрона в стрихнинном разряде после раздражения нерва такой же, как время от начала спонтанного стрихнинного разряда до появления первого импульса этого нейрона, хотя вариации в первом случае меньше, чем во втором. Исключением явились отдельные нейроны глубоких уровней коры, генерировавшие импульсы в самом начале стрихнинного разряда: на раздражение нерва они отвечали не раньше, чем через 10 мсек.

Типы нейронных реакций во время спонтанных стрихнинных разрядов в основном совпадали с типами ответов на периферическое раздражение. Отсутствие аналога нейронной реакции типа Б, возможно, связано с возникновением серий стрихнинных разрядов. Стрихин не снимал тормозных явлений, которые возникали в корковых нейронах во время ПО, он только усиливал те механизмы, которые обычно включались в коре в ответ на раздражение нерва. Продолжительность вовлечения нейронов в импульсную активность при спонтанном и вызванном раздражением нерва стрихнинном разряде сходна: соответственно 40 и 50 мсек. Учитывая, что при спонтанном стрихнинном разряде роль дисперсии поступающих сигналов исключалась, можно предположить, что вовлечение в реакцию новых нейронов на протяжении 40 мсек зависело от таких факторов, как возбудимость нейрона и его место в цепи последовательно активируемых клеток.

Ответы нейронов сомато-сенсорной коры на раздражение вентро-постеро-латерального и центрального медиального ядер таламуса

Вопрос о том, насколько продолжительность вовлечения нейронов в импульсную активность зависит от дисперсии приходящих импульсов, может быть частично решен и при изучении ответов на раздражение вентро-постеро-латерального ядра /ВПЛ/. Интерес представлял также выяснить роль в реакции нейронов коры на раздражение периферического нерва той части сигнала, которая проходит через неспецифический таламус, в частности, через центральное медиальное ядро /ЦМЯ/.

Суммарный потенциал при одиночных раздражениях ВПЛ имел вид положительно-отрицательного колебания амплитудой до 1 мв и продолжительностью 35-45 мсек. Скрытый период в одном из типичных опытов 1,5 мсек, продолжительность фаз  $13,4 \pm 1,1$  мсек и  $22,0 \pm 2,4$  мсек. Так как место отведения во всех опытах оставалось постоянным, а расположение раздражающих электродов в ВПЛ фактически от опыта к опыту варьировало, скрытый период ответа мог увеличиваться и соотношение отдельных фаз изменялось. Раздражение с частотой 5-10 в 1 сек нередко вызывало развитие усиливающего ответа: появлялось дополнительное положительное колебание, возрастала отрицательная фаза ответа.

Те нейроны, которые имели фоновую активность, во время вызванного потенциала /ВП/ генерировали внеочередные импульсы, иногда с последующим следовым разрядом. Кроме импульсных ответов во время ВП, нейроны с фоновой активностью 10 и более в 1 сек на протяжении 250-400 мсек прекращали генерацию импульсов. Иногда ответ сводился только к временному прекращению фоновой ритмики. 81,6% из 197 исследованных нейронов имели скрытый период импульсного ответа не более 12 мсек, а у 54,7% он не превышал 6 мсек. Крайние значения скрытых периодов ответов 0,97-31,5 мсек. В отдельных опытах средние величины скрытых периодов ответов всей совокупности зарегистрированных нейронов не превышали 4,8-5,2 мсек, а наиболее поздно отвечающие нейроны генерировали импульсы уже через 7,6-11,3 мсек. По отношению к ритмическому раздражению ВПЛ нейроны коры подразделялись на три группы. 1/ Большинство их хорошо следовало ритмическому раздражению до 20-60 и более в 1 сек,

не изменяя величины скрытого периода ответа. У отдельных нейронов ответы выпадали на несколько стимулов, следующих сразу же за первым. Затем нейрон "ускользал" из-под тормозного влияния и хорошо воспроизводил ритм раздражения. 2/ 35 нейронов /31 с латентностью менее 6 мсек/ хорошо следовали раздражениям 5-10 в I сек, но после первого ответа скрытые периоды скачкообразно увеличивались иногда в 10 и более раз и в последующем поддерживались на новом уровне. У отдельных нейронов этой группы тоже иногда наблюдалось выпадение начальных ответов и последующее их "ускользание" от тормозных влияний. 3/ 18 нейронов улучшали следование ритмическому раздражению, увеличивая число импульсов в ответе и укорачивая иногда величину скрытого периода ответа. Некоторые нейроны этой группы начинали отвечать лишь после 2-4 стимулов.

Внутриклеточные отведения показали, что при раздражении ВПЛ сначала развивалась быстро нарастающая деполяризация продолжительностью 50-70 мсек. На погибающих клетках, когда генерация импульсов прекращалась, гиперполяризацию не удалось выявить, но ВПСП, амплитудой до 10 мв и продолжительностью до 50 мсек, регистрировались хорошо. У двух таких нейронов ВПСП появлялись с латентностью  $1,17 \pm 0,01$  мсек и  $2,8 \pm 0,1$  мсек, достигали максимальной амплитуды через  $6,7 \pm 0,47$  мсек и  $7,2 \pm 0,1$  мсек и имели общую продолжительность  $51,6 \pm 2,4$  мсек и  $47,7 \pm 4,3$  мсек.

Можно предполагать, что те нейроны, которые при серийных раздражениях заметно не изменяют скрытых периодов ответов, связаны с раздражаемым участком ВПЛ непосредственно. Нейроны, скачкообразно увеличивающие скрытый период ответа, если и имеют прямую связь, при ритмическом раздражении ее теряют, и преобладающее значение в их активации приобретают надежные медленнопроводящие пути. Нейроны, ответы которых потенцируются, по-видимому, не имеют прямой связи с раздражаемым участком ВПЛ.

Вызванный потенциал при ритмическом раздражении ЦМЯ с частотой 5-10 в сек имел вид отрицательного колебания, иногда с небольшой предшествующей положительностью. Скрытый период рекутирующего ответа 12-20 мсек, общая продолжительность - 60-80 мсек, амплитуда достигала максимума /800-1000 мкв/ к 3-5 ответу. 87,7% из 147 нейронов начинали генерацию импульсов в интервале 15-50 мсек, 6 нейронов - в интервале 12-15 мсек. Самый поздний ответ

был зарегистрирован через  $72,3 \pm 20,2$  мсек. 1/ У большинства нейронов значительные колебания в величине скрытого периода ответа /  $\sigma = 3-10$  мсек/ на ритмические раздражения ЦМЯ не имели закономерных изменений. 2/ 14 нейронов в начале раздражений не отвечали, а затем генерировали импульсы, хорошо следующие ритму раздражения. Еще 9 нейронов, отвечавших в начале с большим скрытым периодом, постепенно уменьшали его. 3/ У шести нейронов, наоборот, наблюдалось постепенное увеличение скрытого периода ответа. Внутриклеточно показано, что во время рекутирующего ответа деполяризация нарастала медленно и, удерживаясь на протяжении 50-60 мсек, сопровождалась группами импульсов. Гиперполяризация не превышала 2-3 мв, продолжительность ее достигала 100 мсек.

Таким образом, в то время как 81,6% нейронов отвечали на раздражение ВПЛ с латентностью менее 12 мсек, все нейроны этого же участка на раздражение ЦМЯ отвечали с латентностью более 12 мсек. У 89 нейронов изучался скрытый период ответа на оба раздражения. На неспецифическое раздражение он всегда развивался с большим скрытым периодом, чем на специфическое. Параллелизм в величинах скрытых периодов на раздражение ВПЛ и ЦМЯ, по-видимому, свидетельствовал о том, что величина скрытого периода определялась в значительной мере возбудимостью нейрона, уровнем исходной поляризации его мембраны.

Кондиционирующее раздражение ЦМЯ оказывало облегчающее влияние на ответ нейрона к последующему раздражению ВПЛ. Раздражение ВПЛ в интервале 70-100 мсек устраняло, а в последующие 100-170 мсек угнетало ответ нейрона на тестирующее раздражение ЦМЯ, увеличивая скрытый период ответа. При интервале 280-300 мсек ответ на раздражение неспецифического ядра мог облегчаться: его скрытый период укорачивался. Ответы во время ПО появлялись спустя 6 мсек, а через 18-20 мсек в реакцию вовлекалось 2/3 нейронов. Нейроны неспецифического таламуса /Альб Фессар и Кругер, 1962; Фельц и соотр., 1967/, вовлекались в активность на раздражение нервов не ранее 12 мсек, а в среднем через 18,9 мсек.

Следовательно, часть сигнала, которая проходит через неспецифический таламус, поступает в первичную проекционную кору не ранее чем через 24-30 мсек, т.е. позже сигнала, следующего через ВПЛ. Она попадает поэтому на период, устраняющий эффективность

неспецифического влияния. Можно думать, что в естественных условиях проходящая к проекционной коре через неспецифический таламус часть сигнала, не имеет существенного значения в генерации импульсных ответов нейронов во время ПО. Влияние неспецифических ядер таламуса более эффективно, очевидно, для корковых нейронов, к которым сигнал, передаваемый через ВПЛ, не поступает или поступает слишком поздно. Так как в изучаемом участке коры не было нейронов, которые бы, отвечая на раздражение ЦМЯ, не отвечали на раздражение ВПЛ, то возможно, что часть сигнала, проходящая через неспецифические ядра, более эффективна для ассоциативных зон коры или для проекционных зон других анализаторов.

Функциональные свойства нейронов сомато-сенсорной коры, активируемых раздражением волокон пирамидного тракта

Раздражение пирамидного тракта /ПТ/ на уровне продолговатого мозга вызывало в изучаемом корковом участке суммарный ответ в виде трех двухфазных колебаний, положительные вершины которых появлялись примерно через 1,5; 3 и 6 мсек после стимула. Характер ответа, устойчивый при постоянстве условий, изменялся в зависимости от силы и частоты стимулов, глубины наркоза, введения  $\alpha$ -тубокурарина. Усиление раздражения вызывало кроме пирамидного ответа положительно-отрицательный комплекс, соответствующий обычному ПО.

Идентификация нейронов ПТ проводилась по величине скрытого периода ответа на антидромное раздражение, его стабильности / $b < 0,2$  мсек/, способности следовать частым раздражениям. При раздражении пирамид с частотой 50-120 в секунду /четыре-шесть стимулов/ из 336 нейронов 104 генерировали импульсы на каждый стимул. Из 93 пирамидных нейронов, зарегистрированных при перпендикулярном ходе микроэлектрода, 43 отвечали через 1,3-2 мсек, 37 - через 2-4 мсек и 13 - через 4-7,5 мсек после стимула. Это соответствовало скорости проведения в аксонах этих групп нейронов 45-30, 22-13 и 11-6,4 м/сек. Все идентифицированные пирамидные нейроны расположены глубже 900 мк. Нам не удалось подтвердить данные Паттона и сотр. /1962/ о преимущественном расположении нейронов ПТ с медленно проводящими волокнами в поверхностных слоях неокортекса, так как все нейроны со скрытым периодом более

4 мсек были зарегистрированы глубже 1200 мк. У четырех нейронов ПТ раздражение пирамид сопровождалось генерацией не одного, а двух импульсов. Спаренные импульсы хорошо следовали ритму раздражения, в одном случае даже на частоте 100 в секунду. Интервалы между импульсами в парах для каждого нейрона довольно устойчивы.

Кроме нейронов ПТ зарегистрировано еще 15 нейронов, отвечавших на раздражение пирамид со скрытым периодом 1,9-7,8 мсек, но обладавших более высокой вариабельностью ответов / $b$  до 1 мсек/. Ответ таких нейронов на раздражение пирамид после раздражения нерва появлялся только на третий-четвертый стимул. Самый поверхностный нейрон этой группы зарегистрирован на глубине 530 мк. При осложнении поверхностного пирамидного ответа ПО пирамидные нейроны и нейроны, которые не удалось идентифицировать, нередко генерировали импульсы со скрытым периодом 7-20 мсек, не следующие ритмическому раздражению. Нейроны ПТ принимали активное участие в стрихнинных разрядах, генерируя нередко высокочастотные группы импульсов; они мало отличались от других нейронов по отношению к прямому раздражению поверхности коры. Прямое раздражение коры могло облегчить распространение антидромного импульса на тело пирамидной клетки и нейрон, не отвечавший на антидромную стимуляцию, сразу же после раздражения коры хорошо отвечал на раздражение пирамид.

Из 63 идентифицированных пирамидных нейронов на раздражение нерва отвечало 46: 33 нейрона - через 14-24 мсек, 7 - через 30-40 мсек, 5 нейронов имели очень короткий скрытый период: 6,6; 6,9; 7,2; 7,5; 9,5 мсек. Среди небольшого числа нейронов, отвечавших на раздражение ВПЛ, у которых проводилась идентификация, 7 принадлежали к нейронам пирамидного тракта; 6 из них имели скрытый период ответа на раздражение ВПЛ в интервале 5,1-18,7 мсек, один нейрон отвечал со скрытым периодом 1,1 мсек. Эти же нейроны на раздражение ЦМЯ отвечали в интервале 18,3-58,9 мсек.

Во время ПО в импульсную активность в начальные 6-10 мсек вовлекалось менее 10% нейронов. Поэтому нейроны ПТ, отвечавшие на раздражение нерва через 6,6-9,5 мсек /а на раздражение ВПЛ через 1,1 мсек/, очевидно, активировались афферентными волокнами, минуя вставочные корковые нейроны. Но 41 нейрон начинал импульсную активность спустя 14 мсек после нанесения стимула, т.е. от

момента поступления сигнала с периферии до вовлечения в импульсную активность большинства нейронов пирамидного тракта проходило около 8 мсек. Можно предположить, что примерно 9/10 пирамидных нейронов посылают импульсы на периферию не раньше, чем поступивший в кору сигнал теоретически пройдет два-четыре последовательно включенных нейрона. Смена фаз П0 происходила через 18 мсек, а 3/4 нейронов ПТ генерировало первый импульс в интервале 14-23 мсек, т.е. между вершинами положительной и отрицательной фаз П0, когда, по-видимому, развивалась активация апикальных дендритов.

Следование нейронов раздражению пирамид на частоте 50-60 в секунду, со значительной вариабельностью ответа служит доказательством их возбуждения через возвратные коллатерали. В возможности ортодромной синаптической активации на такой частоте убеждают и те четко идентифицированные пирамидные нейроны, которые, кроме антидромного импульса, генерировали второй импульс. Не всегда проявляясь в ответ на стимул, повторные импульсы могли следовать высокому ритму раздражения с умеренно вариабельным скрытым периодом, что доказывает возможность не опосредованного через промежуточные нейроны возбуждающего влияния возвратных коллатералей на нейроны пирамидного тракта.

Ритмическое раздражение пирамид сопровождалось прекращением фоновой активности на протяжении 100-300 мсек и угнетало ответы нейронов на последующие раздражения нерва: в начальные 100-150 мсек импульсные ответы на стимуляцию нерва не возникали, хотя тормозное влияние антидромных стимулов, очевидно, избирательно. Одиночные раздражения пирамид не вызвали заметного торможения. Поэтому можно думать, что высокочастотный залп импульсов в ПТ, эффективный для нижележащих структур, сопровождался затормаживанием нейронов неокортекса. Редкие же разряды нейронов ПТ, малоэффективные для нижележащих структур и неспособные затормозить активность нейронов коры, через моносинаптические связи возвратных коллатералей, по-видимому, наоборот, способствовали распространению возбуждения в неокортексе.

Активность нейронов первичной сомато-сенсорной коры во время транскаллозального ответа

Одиночное раздражение симметричного участка коры противоположного полушария вызывало в изучаемом участке коры транскалло-

зальный ответ /ТКО/. Скрытый период ответа достигал 2 мсек, продолжительность положительной фазы 7-12 мсек, отрицательной - около 50 мсек. Иногда развивалась продолжительная отрицательная фаза с появлением ступеньки на восходящем колене. Ритмическое раздражение с частотой 15 в 1 сек вызывало ряд ТКО без заметного изменения скрытого периода, амплитуды и продолжительности фаз. ТКО не подвергался существенным изменениям под влиянием предшествующего раздражения контралатерального нерва. Предшествующее раздражение пирамид угнетало положительную фазу ТКО и усиливало его отрицательную фазу на протяжении 50 мсек.

Из 538 обследованных нейронов во время ТКО только у 193 наблюдалось изменение импульсной активности. В одном опыте среди 48 нейронов, отвечающих на раздражение нервов, в ТКО участвовал лишь 21 нейрон. Ответы отдельных нейронов на раздражение противоположной коры заключались: а/ в генерации внеочередного импульса во время ТКО; б/ в генерации внеочередного импульса во время ТКО и следового разряда; в/ во временном прекращении импульсной активности; г/ в генерации импульса во время ТКО и временном прекращении импульсной активности. Реакции типа в, г наблюдались при фоновой активности свыше 10 импульсов в 1 сек, реакции а, б - при более редком фоне.

Средние величины скрытых периодов ответов отдельных нейронов во время ТКО - 1,4-59,2 мсек. Из 167 нейронов, генерировавших импульсный ответ во время ТКО, 120 /72%/ отвечали в начальные 20 мсек после стимула, почти половина нейронов вовлекалась в импульсный ответ в начальные 10-12 мсек, что совпадало с развитием положительной фазы ТКО. Среди 32 нейронов, отвечавших с латентным периодом менее 5 мсек, 9 имели незначительную вариабельность ответа / $\delta < 0,3$  мсек/, у 17 нейронов ответ был более вариабельным /  $\delta = 0,3-1,3$  мсек/, у остальных нейронов этой группы вариабельность ответа не определялась. Глубина расположения нейронов, короткий скрытый период ответа во время ТКО, его малая вариабельность, способность следовать раздражениям противоположного полушария 70-100 в 1 сек, позволили выделить всего 18 нейронов из 193, которые можно было оценить как антидромно активируемые. 8 нейронов с малым скрытым периодом ответа /2,3-4,7 мсек/ и небольшой его вариабельностью зарегистрировано на глубине 400-660 мк. Они следовали ритму раздражения 100-130 в 1 сек, генерируя оди-



ночные, а иногда и парные разряды. Предполагается, что такие нейроны активировались ортодромно толстыми афферентными волокнами каллозального тракта /Чанг, 1953/. Сходные единичные нейроны встречались и в более глубоких слоях коры. Нейроны с латентностью более 20 мсек, как правило, плохо следовали ритмическим раздражениям даже на частоте 10 в 1 сек, но это не было связано со снижением их возбудимости, так как раздражение ВПЛ сразу же после ТКО нередко сопровождалось импульсными разрядами таких нейронов. Поздние разряды нейронов нередко обусловлены, как это обнаруживалось при внутриклеточных отведениях, медленным нарастанием деполяризации мембраны: импульс возникал через 10 мсек и более после начала ВПС.

° Вслед за разрядом у некоторых нейронов развивалась гиперполяризация амплитудой 5-7 мв и продолжительностью до 60 мсек. Однако гиперполяризация нейронов во время ТКО не всегда была выраженной. Возможно поэтому предшествующее раздражение противоположной коры иногда не влияло на реакцию нейрона на последующее раздражение нерва, в то время как ответ на раздражение нерва в начальные 100 мсек всегда тормозил ответ нейрона на раздражение противоположной коры.

Среди 54 нейронов, отвечающих на раздражение противоположной коры, 14 оказались нейронами пирамидного тракта; 2 из них имели очень короткий скрытый период и на раздражение противоположной коры и возможно в ТКО тоже вовлекались антидромно. Еще 3 нейрона пирамидного тракта отвечали на раздражение противоположного полушария со скрытым периодом менее 10 мсек, остальные - в интервале 12-45 мсек, т.е. возбуждались скорее всего полисинаптически.

37 нейронов, участвующих в ТКО, отвечали и на раздражение контралатерального нерва. Причем 8 нейронов имели короткий скрытый период в ТКО, что могло бы указывать на их антидромную активацию. Скрытые периоды ответов этих нейронов на раздражение нервов колебались в пределах 7,7±1,6 - 34,3±4,2 мсек. Остальные 29 нейронов /20 на глубине 1000-1800 мк/ при раздражении противоположной коры безусловно активировались ортодромно. В ТКО и в ПО скрытые периоды ответов одних и тех же нейронов были сравнимы по величине, скрытые периоды ответа других нейронов в ТКО были в несколько раз больше или меньше, чем в ПО. В то же время скрытые

периоды нейронов в ТКО и ПО в общем сравнимы: наибольший скрытый период для вовлечения нейрона в ПО 54 мсек, для вовлечения в ТКО 59,2 мсек, хотя при раздражении нерва возбуждалась цепь по крайней мере из трех нейронов, а при раздражении противоположной коры - волокна, непосредственно связанные с исследуемой зоной. Отличие двух систем более заметно при сравнении нейронных реакций в ТКО и во время ответа на раздражение ВПЛ: 1/ При раздражении ВПЛ в реакцию вовлекались почти все фоновые активные нейроны, в ТКО участвовало лишь 39,5% нейронов. 2/ Ответы нейрона в ТКО состояли из 1-2 импульсов, а на раздражение ВПЛ нередко генерировались групповые разряды. 3/ Продолжительность вовлечения нейрона в импульсную активность во время ТКО в два раза выше, чем при раздражении ВПЛ. 4/ ТКО не сопровождалось потенцированием нейронных и суммарных реакций, что нередко наблюдалось при раздражении ВПЛ. 5/ Раздражение ВПЛ /и нерва/ всегда вызывало торможение ответа на последующее раздражение противоположной коры. Ответ нейрона в ТКО мало сказывался на его реакции к последующему раздражению ВПЛ и нерва. Различия нейронных ответов в этих реакциях возможно обусловлены морфологическими особенностями связей проекционной коры с таламусом и противоположным полушарием.

Отдельные нейроны шестого слоя, отвечающие на раздражение нерва со скрытым периодом 7,7 и 7,8 мсек, обладали малым скрытым периодом в ТКО, что указывало на их антидромную активацию. Они принимали периферический сигнал, по-видимому, без дополнительных внутрикортковых переключений и сразу же посылали его к противоположной коре. Но большинство нейронов, участвующих в ТКО, в ПО реагировали со скрытым периодом 12-34 мсек, т.е. не менее чем через 6 мсек после поступления периферического сигнала в кору.

#### Следовые явления в импульсной активности нейронов первичной проекционной зоны сомато-сенсорной коры

Наблюдались три типа следовых импульсных реакций: следовые разряды, послеразряды и следовые изменения фоновой ритмики.

Следовые разряды состояли в том, что после раздражения, кроме генерации импульсов во время ПО, ТКО, прямого коркового ответа, некоторые нейроны закономерно генерировали одиночные или

групповые импульсы через устойчивый для данного нейрона временной промежуток, обычно 200-400 мсек. Эта реакция не сопровождалась изменением суммарного потенциала. Число нейронов, генерирующих следовой ответ, во время ПО возрастало при ослаблении наркоза. Между реакцией во время ПО и следовым разрядом нейроны претерпевали закономерные изменения возбудимости. В начальные 160 мсек тестирующее раздражение того же или соседнего нерва не вызывало повторного ответа нейрона и не оказывало влияния на развитие следового разряда. Дальнейшее увеличение интервалов между стимулами сопровождалось разрядами нейронов со скрытыми периодами, значительно превышающими исходные величины. По мере приближения тестирующего стимула к моменту появления следового разряда скрытый период ответа уменьшался иногда в два раза против исходного. Как только нейрон восстанавливал способность вновь участвовать в ПО, следовой разряд, связанный с первым стимулом, постепенно отодвигался, а затем заменялся следовым разрядом, связанным с ответом на тестирующее раздражение. Единичное раздражение нерва в некоторых случаях сопровождалось единичными следовыми импульсами нейрона. Тройное ритмическое раздражение нерва, не изменяя реакции нейрона в ПО, вело к появлению следового разряда, состоящего из группы импульсов. Следовой разряд возникал иногда даже в том случае, когда нейрон не генерировал импульсов во время ПО. Следовые разряды были отмечены у нейронов пирамидного тракта и у неидентифицированных нейронов, при раздражении пирамид, по-видимому, в результате активации через возвратные коллатерали.

Второй тип следовых реакций - послеразряды - состоял в возникновении через 200-600 мсек после стимула повторяющихся групп импульсов с периодом 180-240 мсек. Разряды нейронов совпадали с колебаниями суммарного потенциала. При прямых раздражениях коры послеразряды повторялись на протяжении 6-8 циклов. Чем более поздний послеразряд, тем время появления первого импульса было менее стабильно. Послеразряды при раздражении нервов, наносимых с интервалом в 2 сек, возникали только после третьего-четвертого стимула. Внутриклеточные отведения показали, что послеразряды развивались на фоне периодической медленно нарастающей и продолжающейся примерно на протяжении 50 мсек деполаризации мембраны. При прямом раздражении коры первый сум-

марный послеразряд наиболее выразительный; суммарные и нейронные послеразряды после раздражений нервов становились хорошо выраженными к третьему-четвертому циклу. Близки к следовым послеразрядам спонтанные и вызванные раздражением нерва серии стрихнинных разрядов. Послеразряды не удалось наблюдать после раздражения противоположного полушария, пирамид и ВПЛ.

Повторные раздражения нерва, ВПЛ, нанесенные с частотой 0,5-1,0 в 1 сек, при неглубоком наркозе иногда вели к продолжительному изменению частоты фоновой ритмики. Было обращено, в частности, внимание на появление устойчивого парного ритма отдельных нейронов. Раздражения коры на этом фоне временно прекращали импульсную активность. Примерно через 500 мсек нейрон восстанавливал одиночный ритм, а еще через секунду возобновлялись исходные парные разряды. На раздражение нерва, при условии нанесения стимула, по времени близкого к моменту появления фоновых импульсов, такие нейроны отвечали генерацией импульсов. Если же раздражение наносилось сразу же после фоновых разрядов, следующие импульсы выпадали. Изменение характера ответов на периферическое раздражение в зависимости от фазы парного ритма, по-видимому, свидетельствовало о способности нейрона трансформировать подходящий сигнал.

#### Функциональные связи сомато-сенсорной коры с образованиями лимбической системы

В ответ на раздражение заднего гипоталамуса в сомато-сенсорной коре с латентностью 14-19 мсек возникали положительно-отрицательные колебания потенциала амплитудой около 400 мкв. Продолжительность положительной фазы 40-70 мсек. Не всегда выраженная отрицательная фаза не превышала 100 мсек. При 3-6 раздражениях в сек выявлялась склонность ответа к рекрутированию. Ответ широко распространен по коре не только ипсилатерального, но и контралатерального по отношению к раздражаемому гипоталамусу полушария. Отличия в скрытых периодах ответов различных зон коры не превышали 2-4 мсек. На медиальной поверхности полушария на уровне передней сигмовидной и прорекальной извилин ответ становился отрицательным. Скрытый период этого ответа и продолжительность его отрицательной фазы составляли в среднем 10,6±

$\pm 0,9$  мсек и  $65,9 \pm 3,1$  мсек. В этой зоне коры при погружении электрода удалось обнаружить на глубине 550 мк изменение знака ВП на противоположный. В задней сигмовидной извилине полярность вызванного потенциала по всей глубине коры не менялась.

Из 132 нейронов задней сигмовидной извилины, испытанных на раздражение заднего гипоталамуса, отвечали 14. У трех нейронов скрытый период ответа составлял  $1,9-3,9$  мсек /  $\sigma = 0,4-1,1$  мсек/. Шесть нейронов имели скрытый период ответа  $6,2-11,7$  мсек /  $\sigma = 2,1-5,3$  мсек/, из них два отвечали на раздражение заднего гипоталамуса с таким же скрытым периодом, как и на раздражение ВП. Пять нейронов отвечали со скрытым периодом  $26,8-51,8$  мсек /  $\sigma = 3,5-9,9$  мсек/. Скрытый период ответа одного нейрона на ритмическое раздражение заднего гипоталамуса колебался от 30 до 80 мсек, характер распределения приближался к нормальному -  $\bar{X} = 51,5 \pm 9,9$  мсек. Такое же раздражение ЦМЯ вызвало ответы со скрытым периодом 60-80 мсек, снижавшиеся при последующих стимулах до 36-22 мсек /  $\bar{X} = 37,3 \pm 14,1$  мсек/. На ритмическое раздражение ВП этот нейрон в начале генерировал ответы через 3-5 мсек, а с развитием усиливающего ответа через 9-13 мсек /  $\bar{X} = 10,9 \pm 3,9$  мсек/. Это сравнение показало, таким образом, что ответ на раздражение заднего гипоталамуса имел свои функциональные особенности.

В ответ на раздражение миндалевидного комплекса в задней сигмовидной извилине тоже появлялся ВП. Его латентность -  $2,0-3,5$  мсек. Продолжительность положительной фазы 15-25 мсек, отрицательной - до 200 мсек, амплитуда ответа - около 600 мкв. ВП хорошо следовал частоте раздражений не более 2 в 1 сек. Ответ широко распространен по коре обоих полушарий. Форма ответа по всему неокортексу не отличалась от той, которая наблюдалась в сомато-сенсорной коре. Но в коре, покрывающей миндалевидный комплекс снизу, ВП имел вид отрицательного потенциала, продолжительностью 20-40 мсек с последующей положительной волной. Отрицательный потенциал хорошо воспроизводился даже при частоте раздражения 20 в 1 сек. Амплитуда ответа могла достигать 2 мв. ВП в области периамигдалоидной коры изменял свою полярность на противоположную примерно на глубине 400 мк. Полярность же ответа в задней сигмовидной извилине по всей вертикали коры не менялась.

Среди 194 нейронов сомато-сенсорной коры, у которых проверялись ответы на раздражение миндалевидного комплекса, только 11 изменяли активность. 5 нейронов отвечали одним импульсом со скрытым периодом 1-2,2 мсек с очень малой вариабельностью ответа /  $\sigma < 0,3$  мсек/. 5 нейронов отвечали 1-3 импульсами со скрытым периодом 5,1-17,3 мсек /  $\sigma = 0,3-6,9$  мсек/. Кроме того, у четырех нейронов импульсная активность прекращалась на протяжении 100-250 мсек. Один из нейронов отвечал на раздражение миндалевидного комплекса через  $2,2 \pm 0,2$  мсек, нерва -  $13,5 \pm 2,6$  мсек, медиальной петли -  $4,3 \pm 0,7$  мсек и ВП -  $2,4 \pm 0,17$  мсек. Второй нейрон отвечал на раздражение ВП через  $4,5 \pm 0,6$  мсек, а на раздражение миндалевидного комплекса через  $2,2 \pm 0,3$  мсек. Следовательно, скрытые периоды ответов на раздражение миндалевидного комплекса у некоторых нейронов были короче, чем на раздражение ВП.

Ответы нейронов на раздражение миндалевидного комплекса и заднего гипоталамуса, по-видимому, возникали в результате п-лисинаптических переключений на пути от раздражаемых структур к сомато-сенсорной коре. Можно предполагать, что при коротколатентных ответах раздражались аксоны нейронов, тела которых расположены в неокортексе.

#### Обсуждение результатов

Число фоново-активных нейронов в наших опытах не превышало 2,4-3,9%. Преимущественно эти нейроны и принимали участие в импульсных реакциях на различные раздражения. Сам характер нейронных реакций, в известной мере, определялся уровнем фоновой активности. Можно предполагать, что фоново-неактивные нейроны - тот резерв, благодаря которому происходит постепенная, периодическая замена одних групп фоново-активных нейронов другими.

Нейроны первичной сомато-сенсорной проекционной коры во время ПО вовлекались в активность на протяжении 50 мсек. То обстоятельство, что при прямом раздражении коры и раздражении ВП период вовлечения нейронов в импульсную активность снижался до 20-7 мсек, свидетельствует о зависимости времени вовлечения нейронов в ответ на периферический сигнал от дисперсии поступающих в кору импульсов. В то же время при стрихнинных разрядах у большинства нейронов время вовлечения в импульсную ак-

тивность не зависело от того, возникал ли стрихнинный разряд под влиянием периферического стимула или спонтанно, хотя очевидно, что дисперсия периферического сигнала не могла сказаться при спонтанном стрихнинном разряде. Сходное явление наблюдалось и в реакциях корковых нейронов на раздражение ВПМ и ЦМЯ. Несмотря на то, что путь вовлечения корковых нейронов в ответ на раздражение этих ядер различен, у нейронов с поздним ответом на раздражение ЦМЯ поздно возникал ответ и на раздражение ВПМ. Такой параллелизм в скрытых периодах ответов одного и того же нейрона при различных воздействиях, очевидно, был обусловлен уровнем возбудимости нейронов.

Если бы ответ нейрона на раздражение нерва определялся только дисперсией поступающих импульсов и уровнем его возбудимости, между величинами скрытых периодов его реакций в ПО и ТКО тоже наблюдался бы параллелизм. В действительности же, в период ПО одни нейроны вступали в реакцию раньше, а другие позже по сравнению с их же реакцией при развитии ТКО. Это дало возможность предположить, что на продолжительность вовлечения в импульсную активность новых нейронов оказывал влияние и третий фактор: место их расположения в цепи последовательно активируемых корковых нейронов. На возможность последовательных переключений на пути сигнала, поступившего в кору из периферии, указывало также выделение четырех нейронных групп, отличающихся по скрытому периоду и вариабельности ответов во время ПО и трех нейронных групп по характеру следования ритмическому раздражению ВПМ.

Через 6-10 мсек после раздражения нерва в активность включались лишь немногие нейроны изучаемого участка коры. По-видимому, они реагировали без дополнительных внутрикорковых переключений, т.е. располагались на входе коры. 9/10 нейронов пирамидного тракта, расположенных на выходе коры, генерировали импульсы не ранее 14 мсек после раздражения нерва. Таким образом, большинство нейронов выхода вовлекались в активность не раньше, чем через 8 мсек после поступления сигнала в кору, что соответствовало 2-4 последовательно активируемым промежуточным нейронам. Это не означает, конечно, что нейроны пирамидного тракта не подвергались непосредственному синаптическому влиянию со стороны таламических афферентов. Отдельные нейроны пира-

мидного тракта на раздражение нерва и ВПМ отвечали сразу же после поступления сигнала. Тем не менее, импульсная активность вставочных нейронов коры, наверное, то необходимое дополнительное звено в полисинаптической активации, которое способствовало генерации ответов большинством нейронов пирамидного тракта.

Независимо от характера внутрикорковых механизмов, первичная проекционная зона коры контралатерального полушария на периферический стимул посылает три последовательных ответа: предварительный, сразу же после прибытия сигнала в кору, основной в интервале 14-24 мсек после внутрикорковых переключений, и дополнительный, возникающий после стимула через 30-40 мсек. Проекционная кора передает ответ на периферический сигнал и к противоположному полушарию. Это осуществляется отдельными нейронами шестого слоя немедленно после прибытия сигнала в проекционную зону. Большинство нейронов, посылающих свои аксоны к противоположному полушарию, вступают в активность через 6 мсек после поступления сигнала. Спустя 24-57 мсек от момента раздражения нерва, благодаря каллозальным связям, в реакцию включаются нейроны пирамидного тракта, отходящие от ипсилатерального полушария.

Те же нейроны, которые участвуют в ПО, способны генерировать следовые разряды, послеразряды и следовые изменения фоновой активности. Следовые реакции оказывают существенное влияние на характер нейронных ответов к последующим раздражениям. Возможно, что следовые изменения импульсной активности отдельных нейронов лежат в основе нейронных реакций, проявляющихся во время выработки условного рефлекса /Василевский, 1967/ и в процессах кратковременной памяти.

Результаты опытов с раздражением заднего гипоталамуса и миндалевидного комплекса позволяют установить наличие полисинаптических и моносинаптических связей заднего гипоталамуса и миндалевидного комплекса с неокортексом. Малое число нейронов коры, отвечающих на эти раздражения, при обычном типе самих нейронных реакций и особенностях суммарных ВП, охватывающих большие корковые участки, свидетельствует о новой категории связей подкорковых структур с неокортексом.

Многие, преимущественно фоновые-активные нейроны, обладающие, очевидно, сниженным уровнем поляризации мембраны, в ответ на поступающий сигнал, достигают пороговой деполяризации, веду-

щей к импульсному разряду. Так как количество таких нейронов невелико, а ВНСП при пониженном уровне поляризации небольшие по амплитуде, их роль в генерации суммарных ВП не может иметь решающего значения. По-видимому, положительные фазы ряда ВП являются, главным образом, отражением изменения мембранных потенциалов нейронов неокортекса, не принимающих участия в изучаемый промежуток времени в генерации импульсов: такие нейроны составляют подавляющее большинство, высокий уровень их поляризации способствует возникновению большеамплитудных ВНСП. В генерации отрицательных фаз, во время ПО, ТКО и других реакций, определенная роль может принадлежать ТНСИ. По гиперполяризации, хорошо выраженная у нейронов с фоновой активностью, у подавляющего числа нейронов с повышенной поляризацией должна быть малоэффективной. Кроме того, гиперполяризация мембраны тела клетки и близлежащих крупных дендритов, где преимущественно локализованы тормозные синапсы, вряд ли способна оказать значительное электротоническое влияние на дендритное дерево своего же нейрона, поверхность которого в десятки раз превышает поверхность тела клетки. Можно поэтому предполагать, что роль ТНСИ в генерации отрицательной фазы ВП невелика. Исключения, возможно, составляют отрицательная фаза отрицательного потенциала и вторичная отрицательная фаза ответа на прямое раздражение коры, во время которых значительной деполаризации подвергается сразу большое количество нейронов и эффективность последующей гиперполяризации на этом фоне возрастает. Смена фаз в таких ВП, как ПО, ТКО, ответе на раздражение ВПД, в значительной мере обусловлена последовательной активацией апикальных дендритов. Это подтверждается тем, что большинство нейронов пирамидного тракта, обладающих длинными апикальными дендритами, вовлекается в активность во время нарастания отрицательной фазы ПО, тем, что нарастающая отрицательная фаза усиливающего ответа сопровождается увеличением окритых периодов ответов большой группы нейронов и т.д. Решающее значение и здесь, очевидно, имеют фоновые-неактивные нейроны.

#### В ы в о д и

1. Число фоновых-активных нейронов при среднем наркозе не превышает 2,4%, а при выходе из него 3,9% всех нейронов. Фоновые

активные нейроны по вертикали коры распределяются неравномерно. Характер их распределения зависит и от глубины наркоза.

2. Статистический анализ фоновой импульсной активности 113 нейронов изучаемой зоны коры, зарегистрированных под поверхностным наркозом, показывает, что свыше 60% нейронов генерирует импульсы с частотой не более 10 в 1 сек. Величина среднего межимпульсного интервала для всей совокупности нейронов соответствует 159,7 мсек, т.е. средняя частота фоновых импульсов в соматосенсорной коре немногим больше 6 в 1 сек.

3. На поступающий в кору периферический сигнал отвечают главным образом нейроны с фоновой импульсной активностью. Ответ выражается генерацией импульсов во время ПО /тип А/, генерацией импульсов во время ПО и следовым разрядом /тип Б/, временным прекращением импульсной активности /тип В/, генерацией импульсов во время ПО и последующим прекращением импульсной активности /тип Г/. Сходные реакции нейронов развиваются при прямом раздражении коры, раздражении ВПД, во время ТКО, стрихнинных разрядах. Тип ответа определяется исходной фоновой активностью и сочетанием возбуждающих и тормозных постсинаптических потенциалов.

4. Импульсный ответ на периферический сигнал развивается в интервале 6-54 мсек, причем 2/3 нейронов отвечают в первые 20 мсек после стимула. Вовлечение нейронов этой же зоны при прямом раздражении коры снижается до 20 мсек, при раздражении ВПД до 7-30 мсек. Время вовлечения нейронов в импульсную активность на периферический сигнал зависит от дисперсии поступающего сигнала, уровня возбудимости отдельных корковых нейронов и их места в цепи последовательно активируемых клеток.

5. Нейроны первичной проекционной зоны имеют функциональные связи со специфическим и с неспецифическим таламусом, но в генерации импульсных ответов на периферический сигнал имеют значение специфические таламо-кортикальные связи. Влияние неспецифических ядер таламуса существенно лишь для тех корковых нейронов, к которым часть сигнала, передаваемая через специфические ядра, не поступает или поступает слишком поздно.

6. Расположенные на выходе соматосенсорной коры нейроны пирамидного тракта включаются в импульсную активность в трех временных интервалах - 6,5-9,3 мсек, 14-23 мсек, 30-40 мсек.

9/10 этих нейронов генерируют импульсы спустя 8 мсек после поступления сигнала в кору, т.е. после дополнительных внутрикортковых переключений. Благодаря возвратным коллатералям, осуществляющим прямые возбуждающие и опосредованные возбуждающие и тормозящие влияния, нейроны пирамидного тракта, по-видимому, способствуют распространению возбуждения в коре при редких импульсах, а при частых, наоборот, оказывают угнетающее воздействие на корковую активность.

7. Большинство нейронов, посылающих аксоны к противоположному полушарию, отвечают на периферический сигнал после дополнительных внутрикортковых переключений. Сигнал, переданный от одного полушария к другому, вовлекает там в активность нейроны пирамидного тракта через 24-57 мсек после раздражения ипсилатерального нерва.

8. Те же нейроны, которые отвечают на периферический сигнал, принимают участие и в следовых явлениях. Описано три типа следовых явлений: следовые разряды, послеразряды и следовые изменения фоновой ритмики. Следовые реакции оказывают влияние на ответ нейронов к последующим сигналам, поступающим в кору.

9. Сомато-сенсорная кора имеет диффузные функциональные связи с задним гипоталамусом и миндалинным комплексом, которые могут быть приведены в активное состояние в промежутке между поступлением сигнала в неокортекс и развитием следовых реакций. Существует прямая и опосредованная связь этих структур лимбической системы с неокортексом, что может служить функциональной основой вмешательства мотивационно-эмоциональных факторов в работу коры мозга.

10. Сопоставление реакций одиночных нейронов с вызванными потенциалами при различных раздражениях позволило прийти к заключению, что фоновые-активные нейроны принимают участие в генерации вызванных потенциалов, но главную роль играют нейроны, лишённые фоновой активности, не принимающие участия в импульсных ответах на стимул.

С п и с о к

работ, опубликованных по диссертации

1. Фоновая ритмика нейронов сомато-сенсорной коры и ее изменения под влиянием периферического раздражения. - Физиологический журнал СССР, т. 52, № 10, 1966, 1169.

2. Ответы нейронов сомато-сенсорной коры на прямое электрическое раздражение. - Физиологический журнал СССР, 1966, т. 52, № 11, 1289 /совместно с Гуровой Т.Б./.

3. Деятельность нейронов сомато-сенсорной коры при локальном стрихнинном отравлении. - Физиологический журнал СССР, 1967, т. 53, № 5, 479 /совместно с Перфильевой М.И./.

4. Некоторые закономерности импульсной активности нейронов сомато-сенсорной коры. - В кн.: Проблемы нейрокибернетики, Ростов, 1966, 79 /совместно с Владимировой И.А. и Косаревой В.З./.

5. Функциональные взаимоотношения нейронов сомато-сенсорной коры кошки. - В кн.: Электрофизиология центральной нервной системы, Тезисы, Тбилиси, 1966, 285.

6. О вводе межимпульсных интервалов в память электронно-вычислительной машины при обработке импульсной активности нейронов. - Мат. I Всесоюзной конференции по электронной аппаратуре, М.-Иваново, 1966, 218 /совместно с Львовым В.А. и Глушковым Н.Н./.

7. Преобразователь временных соотношений импульсной активности нейронов в цифровую форму для ввода в память ЭЕМ.-В сб.: Развитие физиологического приборостроения, Тезисы, М., 1966 /совместно с Львовым В.А. и Глушковым Н.Н./.

8. Анализ распределения межимпульсных интервалов фоновой активности нейронов сомато-сенсорной коры. - Мат. У симпозиума по вопросам нейрофизиологии, Вильнюс, 1967, 9 /совместно с Львовым В.А. и Глушковым Н.Н./.

9. Функциональная организация выхода первичной сомато-сенсорной коры кошки. - В кн.: Проблемы нейрокибернетики, Ростов, 1967, 143.

10. Некоторые особенности межнейронных отношений в сомато-сенсорной коре. - В кн.: Вопросы бионики, М., 1967, 191 /совместно с Владимировой И.А./.

11. Импульсная активность нейронов сомато-сенсорной коры как показатель следовых явлений. - Журн. ВЦД, т. 18, в. 1, 1968, 104.

12. Попытка оценки числа активных нейронов в первичной сомато-сенсорной коре кошки. - Журн. Внд, т. 18, в. 2, 1968, 316. /совместно с Владимировой И.А. и Косаревой В.З./.

13. Активность нейронов первичной проекционной зоны сомато-сенсорной коры во время первичного ответа. - Журн. Внд, т. 18, в. 3, 1968, 469.

14. Функциональные свойства нейронов сомато-сенсорной коры, активируемых раздражением пирамидного тракта. - Журн. Внд, т. 18, в. 4, 1968, 681.

15. Активность нейронов первичной сомато-сенсорной коры во время транскаллозального ответа. - Физиол. журнал СССР, т. 54, № 10, 1968, 1133.

16. Функциональные связи сомато-сенсорной коры с образованиями лимбической системы. - Журн. Внд, т. 18, в. 6, 1968, 1017 /совместно с Владимировой И.А., Козыревой Т.И., Неделькиной С.В./.

17. Ответы нейронов сомато-сенсорной коры на раздражение вентро-постеро-латерального и центрального медиального ядер таламуса. - Приложение к Физиологическому журналу СССР "Механизмы нервной деятельности", изд. Наука, 1969 /совместно с Владимировой И.А./.