

ХАРАКТЕРИСТИКА РЕАКЦИЙ НЕЙРОНОВ ТЕМЕННОЙ АССОЦИАТИВНОЙ КОРЫ КОШКИ НА ЭЛЕКТРОСТИМУЛЯЦИЮ НИЖНЕЧЕЛЮСТНОЙ ВЕТВИ ТРОЙНИЧНОГО НЕРВА

И. И. Коренюк, доктор биологических наук, профессор, Е. Ю. Бруннер, аспирант

Одной из задач, стоящих перед современной физиологией, является выяснение вопросов о закономерностях и особенностях деятельности коры больших полушарий мозга животных и человека. В настоящее время большое внимание уделяется изучению функциональной организации теменной ассоциативной области (ТАО), которая, согласно современным представлениям, является зоной конвергенции афферентных потоков, поступающих в эту область от различных рецепторных образований и отделов центральной нервной системы, осуществляет функции анализа, синтеза и коррекции поступающей разнообразной информации, а также принимает участие в формировании и запуске простых и сложных поведенческих реакций [2; 3; 4; 10; 13]. Достаточно детально изучены реакции Н при раздражении различных сенсорных модальностей [8; 9; 10; 22]. Отметим, что на сегодняшний день в литературе имеются сведения об особенностях вызванных потенциалов в ассоциативной коре на раздражение инфраорбитальной ветви тройничного нерва собак [23] и фрагментарные данные о реакциях отдельных нейронов (Н) ТАО кошки на стимуляцию пульпы зуба [20]. Данные о параметрах импульсной активности отдельных Н ТАО при раздражении тройничного нерва (ТН) в современной нейрофизиологической литературе нами не обнаружены. Этому вопросу и посвящается настоящее исследование.

Методика исследований

Эксперименты проведены на 68 кошках, наркотизированных тиопенталом натрия (в/б, 35-50 мг/кг). Трепанацию черепа осуществляли в проекции на поле 5 [21]. Для уменьшения колебаний мозга производили дренаж IV желудочка через большую затылочную цистерну. ТН препарировали контрлатерально по отношению к исследуемой области. На отпрепарированном нерве фиксировали раздражающие электроды. Для предотвращения высыхания его обкладывали ватными тампонами, пропитанными вазелиновым маслом или глицерином.

На раздражающие электроды подавали прямоугольные толчки тока длительностью 0.25 мс и частотой 0.5 Гц. Порог раздражения ТН для каждого животного подбирали индивидуально по появлению рефлекса открывания рта, что, согласно литературным данным [6; 19], является физиологическим коррелятом возникновения болевых ощущений. Индифферентный электрод располагали на мышцах головы. Импульсную активность Н регистрировали внеклеточно

стеклянными микроэлектродами сопротивлением 5-20 мОм, заполненными 4 молярным раствором NaCl.

Исследование нейронных реакций начинали через 6 часов после окончания операции. Характеристики импульсной активности Н выявляли путем анализа изменения средней частоты генерации импульсов (ЧГИ) в постстимуляционный период относительно престаимуляционного и методом построения перистимульных гистограмм (ПСТГ). Обработка полученных данных осуществлялась на IBM PC/AT с помощью разработанного нами пакета прикладных компьютерных статистических программ. Для оценки средних параметров, а также для вычисления коэффициента корреляции и достоверности между рассматриваемыми выборками использовали 5% ($P=0.95$) уровень значимости.

Результаты исследований

Исследовано 642 фоновоактивных Н поля 5 ТАО. Анализ распределения этих нервных клеток по глубине залегания в толще коры показал, что они встречаются во всех слоях, кроме I. Из рис. 1 (А) видно, что основная масса фоновоактивных нервных клеток (593 Н — 92.5%) была зарегистрирована на глубине 601-2300 мкм.

Сравнительный анализ значений ЧГИ в постстимуляционный период относительно престаимуляционного показал, что у значительного большинства (447 Н (69.6% от общего количества)) нервных клеток частота импульсации в постстимуляционный период достоверно не отличалась от уровня фона и только у 135 Н (21.0%) при раздражении ТН происходило ее достоверное увеличение, а у 60 (9.4%) Н — уменьшение. Таким образом, по показателям средних значений ЧГИ на стимуляцию ТН реакции выявлены лишь у 195 (30.4%) Н ТАО.

Анализ средних значений ЧГИ в пре- и постстимуляционные периоды у Н, залегающих на разных горизонтах ТАО, показал, что наибольшее значение этого показателя присуще Н, локализованным на глубинах 201-400, 1201-1400 и 1801-2300 мкм (рис. 1 (Б, В)). Необходимо отметить, что как в пре-, так и в постстимуляционные периоды для большинства Н ТАО характерна низкочастотная импульсация, причем стимуляция ТН у исследованных Н не приводит к существенным изменениям значений ЧГИ по поперечнику коры (рис. 1 (В)). Однако из рис. 2 (В) видно, что значений ЧГИ у Н верхних слоев ниже чем у нервных клеток глубоких.

Анализ функционального состояния Н с помощью метода построения ПСТГ показал, что большинство нервных клеток ТАО, не имевших достоверного изменения значений ЧГИ в постстимуляционный период относительно фона, проявляют реакцию на раздражение ТН. По характеру реакций Н были дифференцированы на три основных группы. К первой группе отнесены 492 (76.6% от общего числа зарегистрированных Н) нервные клетки, отвечавшие на стимуляцию ТН начальным возбуждением (рис. 2 (А)). При этом у 27 Н реакция носила

тонический и у 465 нервных клеток — фазический характер. Тоническая реакция на ПСТГ проявлялась в виде постепенного нарастания до определенного уровня количества импульсов в каждом последующем бине или ЧГИ на протяжении всего постстимуляционного периода была более высокой чем в фоне (рис. 2 (Б)) и определение момента начала и продолжительности реакции у таких клеток было крайне затруднено и поэтому статистические параметры компонентов реакции у Н данной группы нами не анализировались.

У 465 Н с фазическим начально-возбудительным типом реакции ответ развивался через 15-220 мс (45.9 ± 6.4 мс) после стимуляции ТН. При этом у 40.2% Н (от числа Н с начально-возбудительным типом реакции) ЛП реакции не превышал 20 мс, а у 22.6% — 40 мс (рис. 3 (А)). Анализ продолжительности ЛП у Н этой группы по глубине залегания показал, что нервные клетки с наибольшими значениями ЛП были локализованы преимущественно на глубине 1001-1200 мкм, 1601-1800 мкм и 2001-2300 мкм.

У большинства Н, как правило, за начально-возбудительным компонентом реакции развивалась фаза торможения. У некоторых Н на ПСТГ в ответе наблюдали две и более фаз активации, разделенных фазами торможения. Из 465 нервных клеток у 126 Н реакции были однофазными, у 159 Н — двухфазными и у 180 Н — полифазными. Из 339 нервных клеток, у которых ответ включал две и более возбудительные фазы у 165 Н мощность (отношение среднего значения ЧГИ компонента реакции к таковому в фоне) каждого последующего возбудительного компонента реакции превышала мощность предыдущего, у 126 Н наоборот — наблюдали последовательное уменьшение каждого последующего возбудительного компонента. У 48 Н возникающие в ответе повторные фазы активации по своей выраженности не превышали уровень начальной.

Анализ паттерна вторичного и последующих возбудительных компонентов ответа на ПСТГ показал, что у 87 Н они имеют такую же конфигурацию, как и у начального. При этом у 48 Н по мощности и продолжительности последующие компоненты были более, у 27 Н — менее выражены, у 12 Н существенно не отличались от начального компонента.

У всех Н с начально-возбудительным типом реакции уровень ЧГИ в фоне был низким и не превышал 8.0 имп/с, и даже в постстимуляционный период лишь у отдельных Н достигал 10.2 имп/с (рис. 4 (А)). Отметим, что достоверное изменение средних значений ЧГИ при стимуляции ТН выявлено у 177 Н (у 132 Н — достоверное увеличение относительно фона и у 45 Н — уменьшение), а у 315 нервных клеток среднее значение ЧГИ не отличалось от уровня фона. Однако при анализе средних значений ЧГИ только начального компонента реакции установлено, что у 117 Н значение ЧГИ этого компонента превышала таковое в фоне на 42-100%, у 222 Н — на 101-300%, у 81 Н — на 301-700%, у 36 Н — на 701-2000% и у девяти нервных клеток — на 2000-2318%. В целом средние показатели мощности начально-возбудительного компонента реакции у

Н этой группы составили $427.3 \pm 57.8\%$. Анализ средних значений мощности начально-возбудительного компонента реакции у Н по поперечнику коры показал, что максимальные значения этого показателя характерны для Н, залегающих на глубинах 201-400, 1801-2000 и 2201-2300 мкм (рис. 5 (I, Г)).

Анализ частотограмм соотношения распределения Н по уровню ЧГИ в пре- и постстимуляционный периоды показал, что в постстимуляционный период увеличивается число Н, среднее значение ЧГИ которых составляет 0.2, 0.8-1.0, 2.8-4.6 имп/с, а также происходит уменьшение количества Н с ЧГИ, равной 0.4, 1.2-2.2 имп/с (рис. 4 (А)). Однако, несмотря на перераспределение соотношения доли нервных клеток с определенной ЧГИ, среднее ее значение у всех Н с начально-возбудительным типом реакции в постстимуляционный период было равно таковому в престимуляционный и составляло 1.6 ± 0.2 имп/с.

Нами также установлено, что наибольшие средние значения ЧГИ в пре- и постстимуляционный периоды у Н с физическим начально-возбудительным типом реакции имеют Н, залегающие на глубинах 201-400, 1201-1400 и 1801-2300 мкм от поверхности коры (рис. 5 (I, А, Б)). При чем, достоверное увеличение среднего значения уровня ЧГИ в постстимуляционный период относительно фона наблюдается у Н, локализованных на уровнях 201-400 мкм (на 9.2%) и 1801-2000 мкм (на 16.2%), а достоверное ее уменьшение на глубинах 1201-1400 мкм (на 4.3%) и 2201-2300 мкм (на 9.8%) от поверхности коры.

Продолжительность начально-возбудительного компонента реакции у различных Н варьировала от 10 до 240 мс (43.7 ± 7.2 мс). При этом у 270 Н продолжительность этой фазы не превышала 20 мс, у 60 нервных клеток она колебалась в пределах — 21-60, у 24 нервных клеток — 61-80, у 42 Н — 81-100 и у 51 Н была более 100 мс. Продолжительность периода угнетения, развивающегося вслед за начально-возбудительной фазой реакции, у разных Н варьировала от 20 до 180 мс (44.3 ± 9.1 мс).

Корреляционный анализ между значениями ЛП и мощностью начально-возбудительного компонента реакции среди Н, проявивших на раздражение ТН фазные реакции, показал, что указанные параметры связаны между собой обратной зависимостью ($r = -0.9$), т.е. уменьшение значения ЛП реакции связано с увеличением мощности возбудительной фазы ответа и наоборот. Обращает на себя внимание тот факт, что максимальные значения показателя мощности возбудительного компонента наблюдаются у Н, локализованных на глубине 201-400, 1801-2000 и 2201-2300 мкм, и совпадают с минимальными значениями ЛП, а также с максимальными значениями средних показателей ЧГИ в фоне и после стимуляции (рис. 5 (I, В, Г)).

Н, отвечавшие начальным возбуждением, были в основном зарегистрированы на глубинах 801-1200, 1401-1800 и 2001-2200 мкм. При этом Н с физическим типом реагирования

преимущественно локализовались на глубинах 801-1200 и 2001-2200 мкм, а с тоническим — 1401-1800 мкм (рис. 6).

Ко второй группе были отнесены 90 Н (14.0% от общего количества исследованных), у которых при стимуляции ТН развивалась реакция начального торможения в виде угнетения фоновой импульсной активности вплоть до полного ее исчезновения (рис. 2 (В)). Продолжительность периода угнетения импульсной активности у различных Н варьировала от 100 до 420 мс (182.0 ± 25.9 мс). При этом у 24 Н тормозная пауза имела значения в пределах от 100 до 120 мс, у 18 Н — 121-140 мс, у 30 Н — 180-220 мс и у 18 Н — превышала 220 мс.

Среди нервных клеток с реакцией начального торможения у 42 Н выявлена одна фаза торможения, у 27 Н — две, а у 21 Н паттерн ПСТГ имел сложный характер, включавший три и более тормозных компонентов ответа, разделенных периодами повышения ЧГИ. Продолжительность фаз активации, следующих за начально-тормозным компонентом реакции, варьировала от 20 до 100 мс (36.9 ± 9.0 мс). При этом у 48 нервных клеток она не превышала 20 мс, у 18 Н лежала в пределах 21-40 мс и у 24 Н — была более 40 мс. У 72 Н с начально-тормозным типом реакции среднее значение ЧГИ в постстимуляционный период достоверно не отличалось от таковых в фоне, у девяти нервных клеток наблюдали его достоверное увеличение, а у девяти других — уменьшение. У этих Н среднее значение ЧГИ в фоне не превышало 7.5 имп/с (0.9 ± 0.5), а в постстимуляционный период — 4.4 имп/с (0.6 ± 0.3) (рис. 4). Анализ частотограмм соотношения количества нервных клеток, отвечавших начальным торможением с определенной ЧГИ в постстимуляционный период относительно фона показал, что стимуляция ТН приводит к значительному увеличению числа Н с ЧГИ которых составляет 0.2-0.4 и 0.8 имп/с и уменьшению количества нервных клеток с ЧГИ, равной 0.6 и 1.4-1.6 имп/с (рис. 4 (Б)).

Корреляционный анализ между показателями продолжительности начально-тормозного компонента и мощностью следующей за ним фазы активации у Н данной группы показал, что между ними существует обратнопропорциональная связь ($r = -0.87$), говорящая о том, что с увеличением продолжительности фазы начального торможения уменьшается мощность следующего за ним возбуждательного компонента ответа и наоборот.

Анализ средних значений ЧГИ в пре- и постстимуляционные периоды у Н по глубине залегания показал, что наибольшее значение этого показателя присуще Н, залегающим на глубинах 201-400, 1201-1400 и 1801-2300 мкм от пиальной поверхности (рис. 5 (II)). При этом стимуляция ТН приводит к уменьшению среднего значения импульсной активности в постстимуляционный период относительно ЧГИ в фоне на глубинах 201-400 мкм (на 78.9%), 1201-1400 мкм (на 63.8%) и 2201-2300 мкм (на 31.3%) от поверхности коры. Наибольшее количество Н с реакцией начального торможения зарегистрировано на глубине 1001-1800 мкм (рис. 6).

К третьей группе нами отнесены 60 Н (9.3% от общего числа исследованных) у которых реакции на раздражение ТН не были обнаружены как методом ПСТГ, так и по отсутствию достоверного изменения ЧГИ в постстимуляционный период относительно престимуляционного (рис. 4). Неразгагующие Н зарегистрированы во всех, за исключением I, слоях ТАО с максимумом локализации на глубине 1401-2200 (рис. 6).

Обсуждение результатов исследований

Как установлено в нашем исследовании лишь 30.4% Н ТАО от числа исследованных при стимуляции ТН достоверно изменяли относительно фона среднее значение ЧГИ (у 21% Н происходило увеличение, а у 9.4% Н — ее уменьшение). Однако по результатам анализа методом построения ПСТГ реакции на применяемое раздражение обнаружены у 90.6% Н. При этом у 60.3% этих Н ответ носил полифазный характер, среди которых преобладали нервные клетки с начальновозбудительным типом реакции. Н ТАО как правило имели малую продолжительность начальновозбудительного компонента реакции, и это обусловлено, по-видимому, тем, что при одиночном раздражении нервных волокон ТН в них наблюдается кратковременный залп импульсации [11]. Вероятно, такая афферентная волна поступает достаточно синхронно, что обуславливает у большинства Н кратковременное и нередко значительное по плотности возрастание числа генерируемых импульсов, вслед за которым развивается фаза угнетения. Таким образом, у Н ТАО в условиях синхронного поступления к ним посылок из тригеминальной системы средние значения не ЧГИ существенно не изменяются, а происходит перестройка паттерна импульсации.

Возникновение у Н ТАО на раздражение ТН нескольких фаз активации и угнетения импульсной активности может быть связано с асинхронным поступлением импульсов по различным афферентным путям [9; 12] как по прямым сенсорным путям (через ядра вентробазального комплекса), так и через другие таламические и всталамические структуры головного мозга [5; 13-18]. Фазический тип реакции может быть также следствием попеременной активации возбуждающих и тормозящих Н во внутрикорковых или корково-подкорково-корковых нейронных цепях анализируемой информации поступающей из системы ТН. Учитывая, что при раздражении ТН возникал рефлекс открывания рта, то можно предположить, что повторные фазы активации могут быть связаны с запуском двигательных реакций [10; 14; 15; 17]

Обращает на себя внимание, что среди фазических Н ТАО с реакцией начального возбуждения у 126 Н зарегистрированы ответы с последовательно затухающими вторичными компонентами. Это может быть связано с тем, что в группе нервных клеток благодаря наличию взаимно-тормозящих связей посредством активации тормозных интернейронов ядер таламуса возникает тормозно-постсинаптический потенциал, действие которого заканчивается также синхронно. Это приводит к повторной активации тормозных интернейронов, в результате чего в

реакцию вовлекается все большее количество нервных клеток [7]. В то же время, у 165 нервных клеток мощность каждого последующего возбуждательного компонента была более выражена относительно предыдущего. Мы считаем, что последовательное уменьшение либо нарастание мощности повторных фаз активации может быть также связано с локализацией поступившего сигнала в отдельные ансамбли нервных клеток, в которых происходит нарастание либо уменьшение процессов торможения. Таким образом можно предположить о том, что в ТАО замыкается два (или более) типа нервных цепей, в которых происходит усиление или угашение поступивших сигналов. Исходя из того, что паттерн повторяющихся на ПСТГ фаз активации и торможения у части Н совпадает по конфигурации с начальным компонентом реакции можно предположить, что повторные однотипные фазы активации возникают в следствии реверберации сигналов по замкнутым нейронным сетям. Такие процессы могут лежать в основе памяти [16].

Наши данные свидетельствуют о том, что ЛП реакции на раздражение ТН у большинства Н составляют 20 мс. Такого же порядка ЛП выявлены у Н ТАО при электрокожном раздражении [1]. Из этого следует, что время поступления афферентации из различных соматических входов практически одинаковая и следовательно, таким образом обеспечивать взаимодействия и интеграции сигналов из разных соматических входов на Н ТАО.

Наибольшее количество Н ТАО с коротколатентными реакциями встречается на глубине 201-400, 1801-2000 и 2201-2300 мкм от пиальной поверхности и реакции этих Н протекают с наибольшей мощностью. Таким образом, информация от системы ТН первично адресуется к Н трех различных уровней ТАО.

Поскольку большинство Н проявляли начально-возбуждательную реакцию, то с их выходов информация поступает к другим Н ТАО или же в другие структуры ЦНС. Если информация первоначально поступает в глубокие слои, где находится основное количество Н выхода [10], то таким образом обеспечивается организация запуска двигательных реакции.

Проведенный анализ показал, что в ТАО при раздражении ТН соотношение Н, отвечавших начальным возбуждением и торможением, составило 5.4:1. Это согласуется с результатами других исследований [8; 9; 10; 22], где указывается на то, что в различных условиях проведения эксперимента и в зависимости от модальности раздражения такое соотношение может варьировать от 3:1 до 10:1.

Итак, наши данные показывают, что сигналы из системы ТН вызывают существенное изменение функционального состояния не только Н соматосенсорной и моторной областей коры [11; 16], но и Н ТАО. Поскольку, применяемые нами параметры раздражения согласно данным литературы [6; 19] являются болевыми, и также учитывая тот факт, что на раздражения ТН значительная часть Н исследуемой области неокортекса проявляет реакции, можно полагать, что

ТАО наряду с другими зонами коры принимает непосредственное участие в обработке ноцицептивной информации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Артеменко Д. П., Мамонец Т. М. Реакции нейронов задней супрасильвиевой извилины на раздражение заднего латерального ядра таламуса// *Нейрофизиология*.— 1972.— 4, N 4.— С. 375-383.
2. Адрианов О. С., Молодкина Л. Н., Ямщикова М. Г. Ассоциативные системы мозга и экстраполяционное поведение.— М.: Медицина, 1987.— 192 с.
3. Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга.— М.: Наука, 1981.— 255 с.
4. Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга// *Частная физиология нервной системы. Руководство по физиологии*.— Л.: Наука, 1983.— С. 558-585.
5. Бусель Б. И., Молдаван М. Г., Книга А. П. Тормозящее влияние посттормозных раздражителей на импульсные реакции нейронов теменной коры кошки при условном рефлекс // *Нейрофизиология*.— 1990.— 22, N 2.— С. 147-155.
6. Гура Е. В. Влияние стимуляции центрального серого вещества на ответы нейронов тройничного нерва // *Мозжечок и структура ствола мозга: 6 симп. по пробл. структур. и функц. орг. мозжечка*. Ереван, 1988: тез. докл.— Ереван.— 1988.— С. 51.
7. Гусельников В. И., Супин А. Я. Ритмическая активность головного мозга.— М.: МГУ, 1968.— 256 с.
8. Измestьев В. А. Нейронная организация афферентных входов теменной ассоциативной области коры головного мозга кошки: Автореф. дис. ... канд. мед. наук.— Донецк, 1975.— 22 с.
9. Казаков В. Н., Измestьев В. А. Реакции нейронов теменной ассоциативной области на раздражение первичных сенсорных зон// *Нейрофизиология*.— 4, N5.— 1972.— С. 524-530.
10. Коренюк И. И. Нейронные механизмы афферентной и эфферентной функций теменной ассоциативной области коры мозга. Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— Л., 1990.— 44 с.
11. Лиманский Ю. П. Структура и функции системы тройничного нерва.-Киев: Наукова думка, 1976.— 256 с.
12. Мамонец Т. М. О процессах возбуждения и торможения в нейронах ассоциативной коры// *Современные проблемы общей физиологии возбудимых образований*.— Киев, 1978.— С. 139-144.
12. Полякова А. Г. Функциональная организация ассоциативной коры головного мозга.— М.: Наука, 1977.— 186 с.
13. Раева С. Н., Лукашев А. О., Лапшин А. П., Васин Н. Я., Кадин А. Л., Шабалов В. А., Гроховский Н. П. Реакции нейронов ретикулярного ядра таламуса мозга человека при речевых и сенсорных воздействиях различной сигнальной значимости// *Нейрофизиология*.— 1990, а.— 22, N 4.— С. 441-451.

14. Раева С. Н., Лукашев А. О., Лапшин А. П., Васин Н. Я., Кадин А. Л., Шабалов В. А., Гроховский Н. П. Динамика нейронных взаимодействий в ретикулярном ядре таламуса мозга человека при речевых стимулах разной сигнальной значимости// *Нейрофизиология.*— 1990, б.— 22, N 4.— С. 451-464.
15. Серков Ф. Н. Корковое торможение.— Киев: Наук. думка.— 1986.—248с.
16. Старожук В. М. Нейронные механизмы обучения.— Киев: Наукова Думка, 1986.— 264 с.
17. Шумихина С. И., Майский В. А. Соотношения таламических проекций в различные части теменной ассоциативной коры кошек// *Нейрофизиология.*-1991.— 23, N2.— С. 135-142.
18. Iriki A., Toda K. Quantitative relation between the intensity of tooth pulp stimulation and the magnitude of jaw opening reflex in the rat// *Physiol. and Behav.*— 1980.— 24, N6.— P. 1173-1175.
19. Olausson B., Shyu B.-C., Rydenhad B. Properties of single neurons in the cat midsuprasylvian gyrus// *Exp. Brain Res.*— 1990.— 79, N 3.— P. 515-529.
20. Reinoso-Suares F. Topographischer Hirnatlas der Katze fur experimental-physiologische Untersuchungen. — Darmstadt, 1961.— 48s.
21. Robertson R. T., Mayers K.S., Teylor T. J. et al. Unit fctivity in posterior association cortex of cat// *J. Neurophysiol.*— 1975.— 38, N4.— P. 780-794.
22. Whalen L. R., Spurgeon T. L. Trigeminal nerve-evoked potentials in the dog// *Amer. J. Vet. Res.*— 1986. — 47, N 11.— С. 2435-2440.

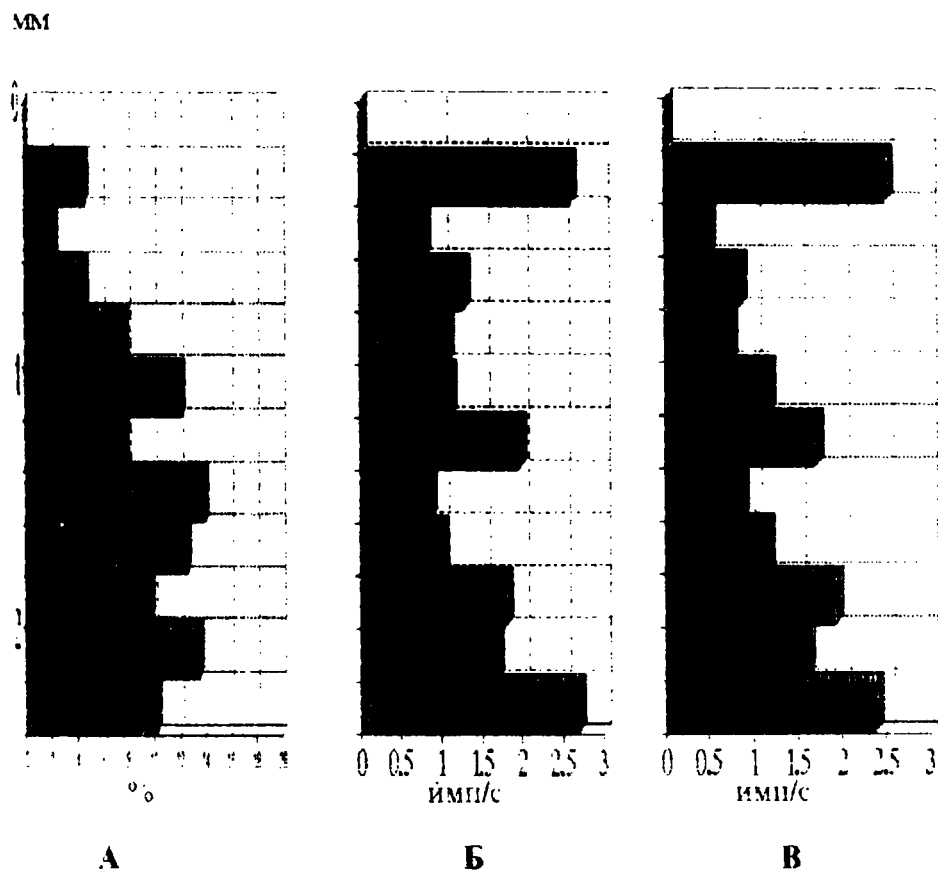


Рис. 1. Распределение 642 фоновых активных нейронов теменной ассоциативной коры по глубине залегания (А), а также изменение соотношения этих нейронов по средней частоте импульсной активности на разных уровнях коры в пре-- (Б) и постстимуляционный (В) периоды.

По оси абсцисс:

На А — относительное количество нейронов, %.

На Б, В — средняя частота генерации импульсов, имп/с.

По оси ординат — глубина, мм.

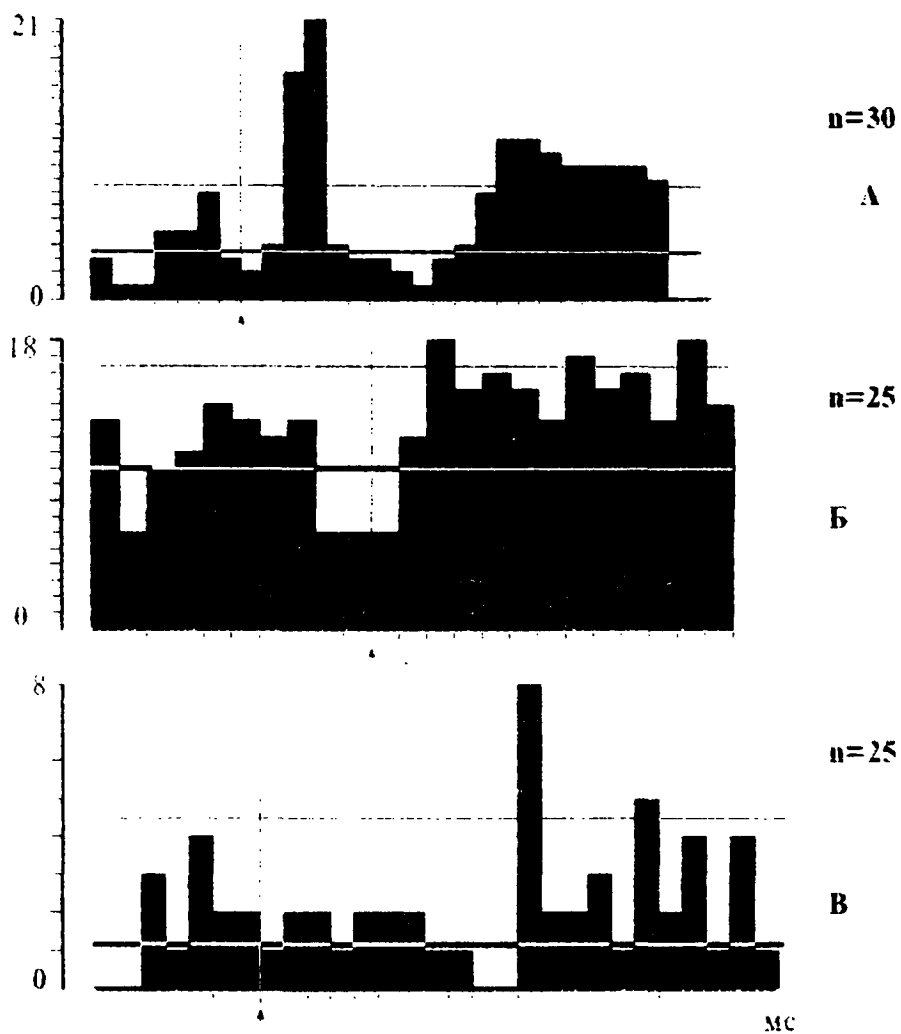


Рис. 2. Перистимульные гистограммы нейронов ассоциативной коры с фазическим (А) и тоническим (Б) начально-возбудительным, а также начально-гормозным (В) типами реакций. По оси абсцисс — время, мс. По оси ординат — количество импульсов. На гистограммах обозначены: средний уровень фоновой импульсной активности (толстая горизонтальная линия) и уровень активности нейрона, превышающий средний уровень фоновой импульсной активности на удвоенное квадратичное отклонение (тонкая горизонтальная линия). Продолжительность одного бина гистограммы — 20 мс. n — количество раздражений. Момент нанесения раздражения обозначен стрелкой.

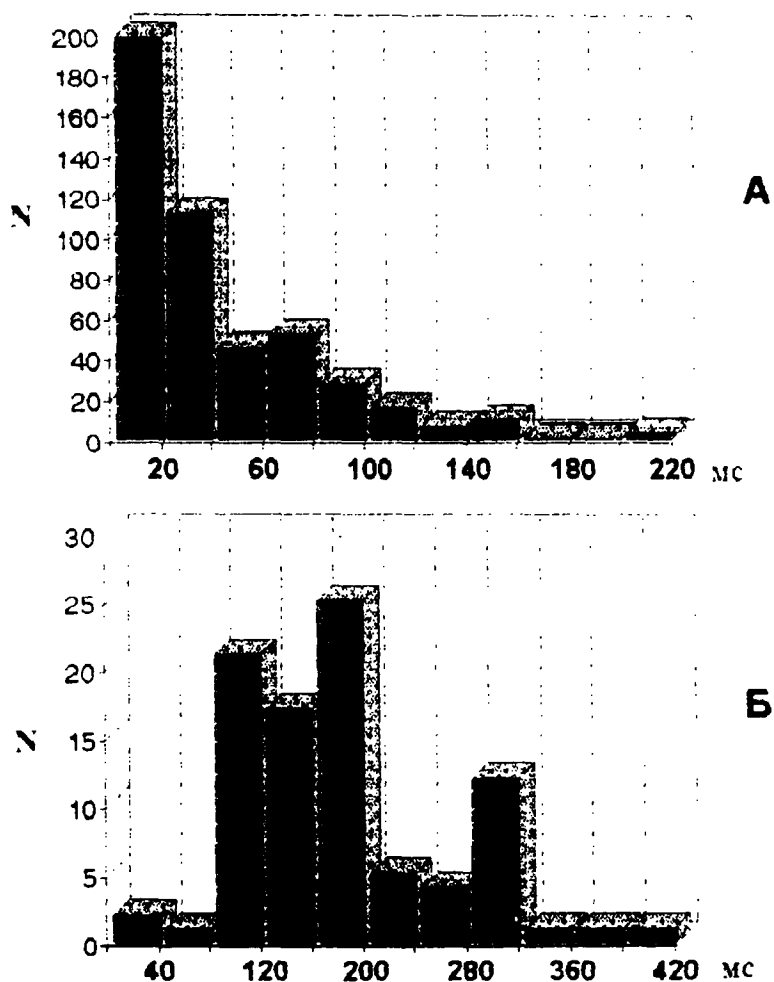


Рис. 3. Гистограммы распределения латентных периодов ответов 465 нейронов с фазическим начально-возбудительным (А) и 90 нейронов с начально-тормозным (Б) типами реакции по их латентным периодам. По оси ординат — количество нейронов; по оси абсцисс — время, мс.

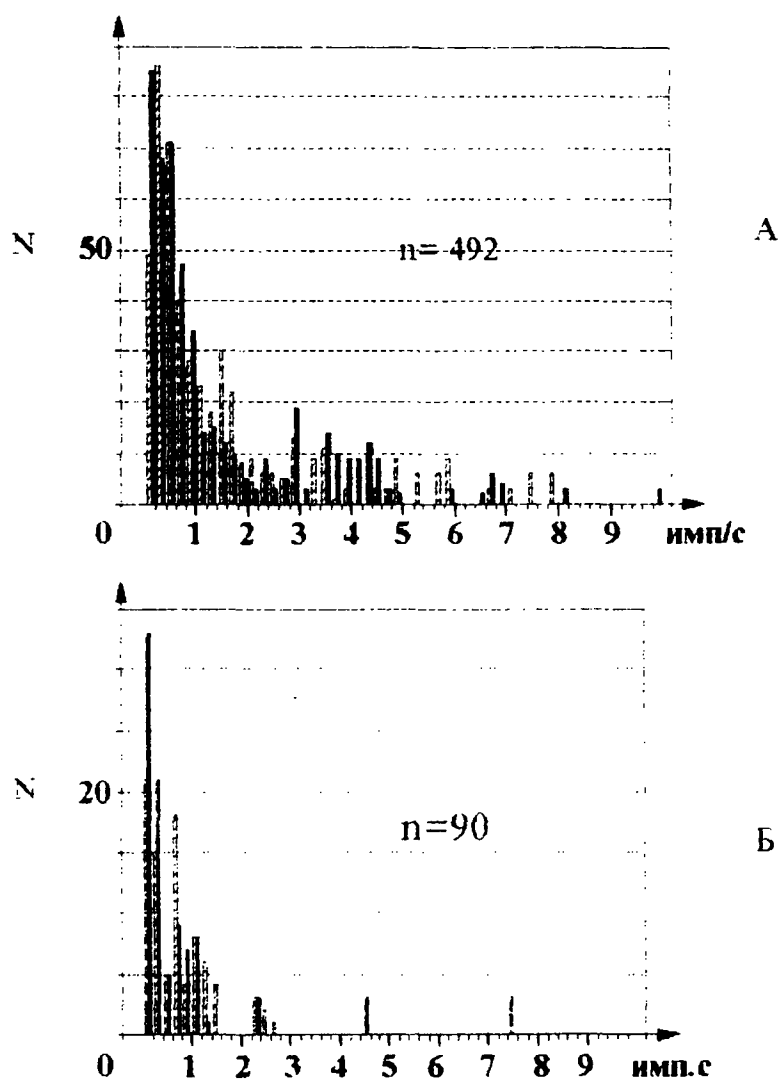


Рис. 4. Изменение соотношения количества нейронов теменной ассоциативной области коры с реакцией начального возбуждения (А) и торможения (Б) по средней частоте фоновой и вызванной импульсной активности.

Условные обозначения:

▨ фоновая и ▤ вызванная импульсная активность.
 По оси абсцисс — импульсная активность, имп/с;
 по оси ординат — количество нейронов(N);
 n — общее количество нейронов.

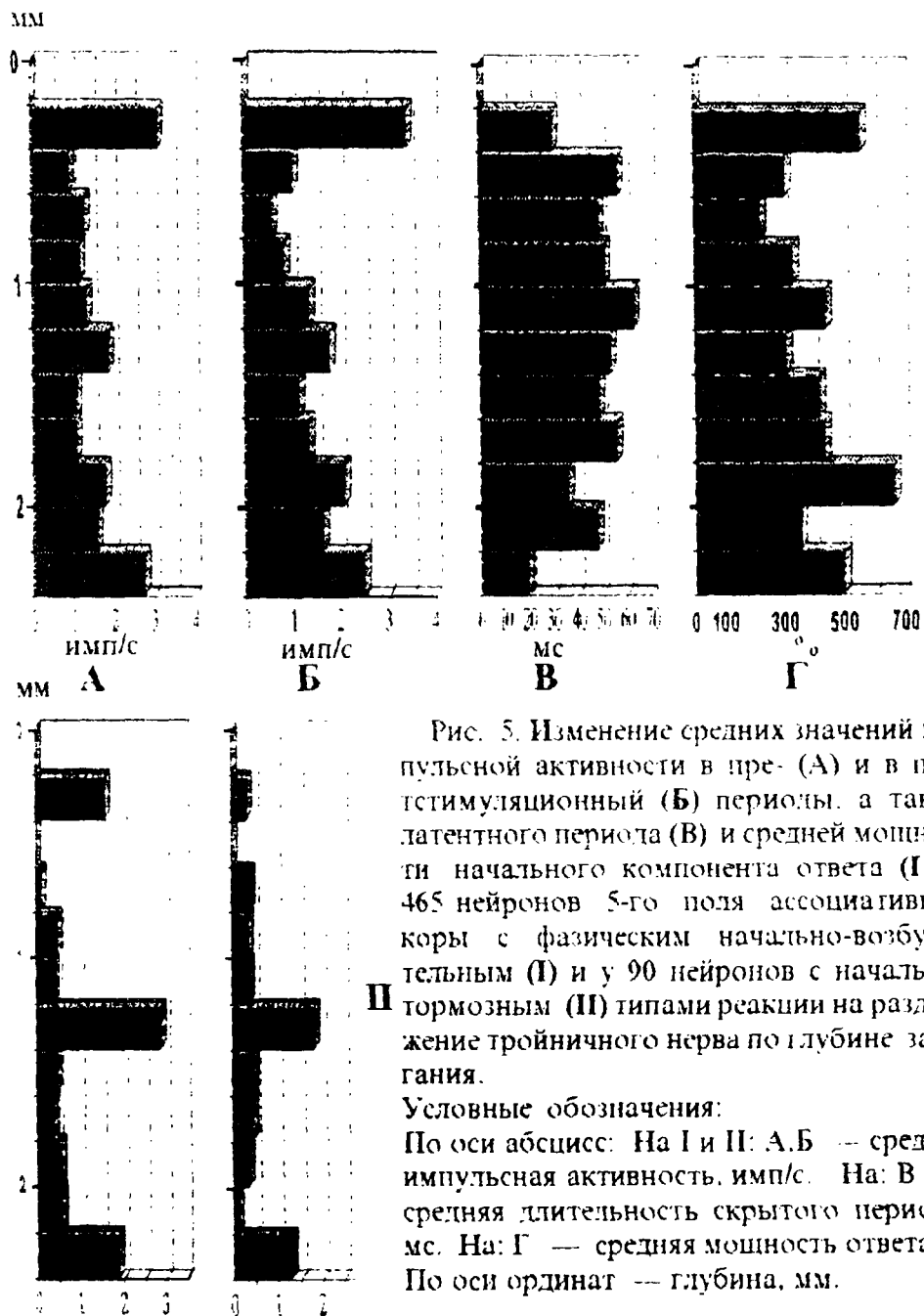


Рис. 5. Изменение средних значений импульсной активности в пре- (А) и в постстимуляционный (Б) периоды, а также латентного периода (В) и средней мощности начального компонента ответа (Г) у 465 нейронов 5-го поля ассоциативной коры с фазическим начально-возбудительным (I) и у 90 нейронов с начально-тормозным (II) типами реакции на раздражение тройничного нерва по глубине залегания.

Условные обозначения:
 По оси абсцисс: На I и II: А, Б — средняя импульсная активность, имп/с. На: В — средняя длительность скрытого периода, мс. На: Г — средняя мощность ответа, %.
 По оси ординат — глубина, мм.

