

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ПАРАМЕТРОВ РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ ПОЛЯ 5 В УСЛОВИЯХ МНОГОКРАТНОЙ РИТМИЧЕСКОЙ СТИМУЛЯЦИИ НИЖНЕЧЕЛЮСТНОЙ ВЕТВИ ТРОЙНИЧНОГО НЕРВА

И. И. Коренюк, доктор биологических наук, профессор,

Е. Ю. Бруннер, аспирант

Как известно, фоновая импульсная активность, а также реакции нейронов (Н) при действии многократно предъявляемых стимулов различных отделов ЦНС не всегда остаются постоянными. К настоящему времени это доказано как для Н подкорковых образований, так и нервных элементов новой коры [1; 3; 5; 7; 8]. В то же время в литературе имеются фрагментарные данные о пластических перестройках, происходящих у Н теменной ассоциативной коры (ТАО) в условиях многократной ритмической стимуляции (МРС) периферических входов и структур ЦНС [4; 6]. В связи с этим, представляется интересным изучение характеристик функционального состояния Н в процессе МРС тройничного нерва (ТН).

Методика исследований

Исследования проведены в условиях острого эксперимента на 11 кошках, наркотизированных тиопенталом натрия (в/б, 35-50 мг/кг), по описанной ранее методике [2].

На раздражающие электроды подавали 100-300 раздражений длительностью 0.25 мс и частотой 0.5 Гц. Для выявления особенностей динамики функционального состояния каждого из исследованных Н ТАО в процессе МРС ТН пофракционно строились перистимульные гистограммы (ПСТГ) по каждой 10 реализациям и суммарная ПСТГ, включающая все предъявления стимулов на ТН. Методом корреляционного анализа исследовали также взаимную зависимость между различными параметрами реакции. 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 и их обсуждение

В данной работе анализу подвергнута активность 48 нервных клеток ТАО. По данным суммарных ПСТГ 46 Н ТАО имели начально-возбудительный и два Н — начально-тормозный типы реакции.

В связи с тем, что Н ТАО обладают низкочастотной импульсацией, выявление реакции в некоторых фракциях ПСТГ было затруднено, однако сопоставление ПСТГ каждой фракции друг с другом и с суммарной гистограммой показало, что практически во всех фракциях можно выявить определенные компоненты ответа. Особое внимание при выявлении фаз реакции мы уделяли таким параметрам, как латентный период (ЛП), продолжительность и паттерн начального компонента реакции. Такой методический подход в оценке наличия ответа позволял выявлять

искомые компоненты реакции даже в тех фракциях, в которых уровень импульсной активности в постстимуляционный период существенно не отличался от среднего значения фона.

Динамика изменения функционального состояния одного из Н ТАО в процессе МРС ТН показана на рис. 1. (Б), где видно, что на определенных этапах стимуляции параметры реакции существенно изменялись. Так, на ПСТГ, построенной по первым 10 раздражениям (I фракция), выявлена четкая начально-возбудительная реакция, а после 20 и 30 раздражений (II и III фракции) происходит существенная пространственно-временная перестройка паттерна импульсной активности, и, в связи с этим, на ПСТГ этих фракции начально-возбудительный компонент не проявляется. Сопоставление ЛП и паттерна импульсации в постстимуляционный период на ПСТГ в III фракции с таковым в остальных фракциях все же позволяет с достаточной степенью уверенности считать, что начально-возбудительный компонент реакции в данной фракции также имеет место. В последующих фракциях, как это видно из рис. 1 (Б), происходит периодическое изменение выраженности отдельных компонентов реакции. В частности, наблюдается изменение средних значений частоты генерации импульсов (ЧГИ), значений ЛП, мощности и продолжительности отдельных компонентов ответа, а также моды реакции. Обращает на себя внимание, что у некоторых Н ТАО, в том числе и у нейрона, изменение импульсной активности которого показано на рис. 1. (Б), в процессе МРС ТН наблюдается сходство паттернов начально-возбудительных (фракции XV, XVIII, XXII и XXIV) и вторично-возбудительных (фракции III, XII, XV) компонентов реакции, хотя мощность (выраженность) и ЛП исследуемых компонентов ответа могли различаться. Наряду с описанными динамическими перестройками у некоторых Н в отдельных фракциях могли появляться новые компоненты реакции (рис. 1. Б, фракция III).

Поскольку при оценке реакции по данным суммарных и пофракционных ПСТГ характер реакции у определенного числа Н был противоположного знака, мы сочли необходимым проанализировать, как в процессе МРС ТН изменяются характеристики ЧГИ в пре— и постстимуляционный периоды, а также значения ЛП, мощности и продолжительности начального компонента ответа и времени появления моды реакции в каждой отдельной фракции. Анализ показал, что средняя ЧГИ в постстимуляционный период в процессе МРС у всех Н ТАО могла существенно изменяться.

По характеру первоначального изменения ЧГИ в постстимуляционный период все Н с начально-возбудительной реакцией были разделены на три группы. В первую группу из 46 Н ТАО отнесены 23 нервные клетки, у которых на ПСТГ нескольких первых фракций по данным последовательных наблюдалось увеличение средней ЧГИ относительно ее уровня в I фракции по II, по III, по IV или по V фракции (далее изменения параметров реакции рассматриваются относительно I фракции). На рис. 2 (А) показан график изменения средней ЧГИ одного из Н ТАО данной группы. Из этого рисунка видно, что с I по III фракцию импульсная активность в постстимуляционный период увеличивается с 0.9 до 1.3 имп/с, а затем уменьшается до 0.82 имп/с с последующими флуктуациями.

Во вторую группу отнесены 17 Н, у которых по мере нанесения раздражений наблюдали угнетение средней ЧГИ. При этом угнетение во II, во II и III, во II-IV, во II-V и во II-VII фракциях (рис. 2, Б, I-III фракции) с последующими ее флуктуациями.

К третьей группе отнесены пять Н, у которых на ПСТГ с I по II или с I по III фракции среднее значение ЧГИ могло находиться на одном уровне, а затем либо повышалось (у трех Н), либо уменьшалось (у двух Н) с последующими периодическими колебаниями.

У большинства исследованных Н в отдельных фракциях выявлены и периодические изменения значения ЛП реакции. Анализ показал, что у 12 Н наблюдали увеличение значения ЛП по II, по III или по V фракции на 10-100 мс (48.0 ± 19.0 мс). Среди этих Н, у двух после увеличения значения ЛП (у одного по II и у другого по V фракцию) наступала его стабилизация, а у остальных наблюдали последующие флуктуации (рис. 3, А). У 25 Н с начально-возбудительной реакцией наблюдали уменьшение значения ЛП во II, во II-III, во II-IV и во II-V фракциях на 20-160 мс (49.1 ± 15.6 мс) с последующими периодическими колебаниями (рис. 3, Б). У одного нейрона с I по VII фракции значение ЛП не изменялось, однако в дальнейшем наблюдали его увеличение с последующим уменьшением. У восьми Н в процессе МРС ТН не происходило изменение значения ЛП.

Судя по ПСТГ следующих друг за другом фракций, в процессе МРС ТН у нервных клеток ТАО происходит также и периодическое изменение продолжительности начального компонента реакции. Так, у 14 Н наблюдали увеличение продолжительности начального компонента реакции по II, по III, по IV или по VI фракции на 20-140 мс (35.7 ± 19.6 мс) с последующими флуктуациями, а у 11 Н — уменьшение на 20-60 мс (32.7 ± 12.2 мс) с последующими флуктуациями (рис. 4). У 17 Н с I по II, по III, по IV, по V или по VI, а у одного нейрона вплоть до XVII фракции продолжительность начального компонента реакции находилась на одном уровне, после чего наступало ее увеличение с последующими флуктуациями. У трех Н стабильная в первых II (два Н) и IV (один нейрон) фракциях продолжительность начального компонента реакции сменялась ее уменьшением с последующим увеличением и колебаниями.

По данным анализа последовательных ПСТГ также установлено, что в процессе МРС ТН у Н ТАО изменяется и мощность начального компонента реакции. Так, у 24 Н наблюдали первоначальное увеличение мощности начального компонента реакции (рис. 5, А) во II, во II и III, во II-IV и во II-VI фракциях (относительно I) на 76.9-600.0% ($197.6 \pm 52.7\%$), а 19 Н по II, по III или по V фракции — уменьшение (рис. 5, Б) на 12.6-240.0% ($79.1 \pm 33.4\%$) с последующими флуктуациями. У трех Н стабильная мощность начального компонента реакции на протяжении нескольких первых фракций (у одного — II, другого — III и третьего — XVI фракций) сменялась ее увеличением и последующими колебаниями.

Изучение динамики времени проявления на ПСТГ моды реакции (наибольшей плотности генерируемых импульсов) при МРС показало, что у 28 Н ТАО ее значение реакции увеличивалось по II, по III, по IV или по VI фракции на 20-360 мс (114.1 ± 39.6 мс) с последующими флуктуациями (рис. 6, А). У 19 Н наблюдали уменьшение значения моды реакции во II, во II и III, во II-IV

фракциях на 20-200 мс (58.8 ± 29.6 мс) с последующим ее увеличением и периодическими колебаниями (рис. 6, Б). У двух Н из этого числа после первоначального уменьшения значения моды реакции (во II фракции) ее значение находилось на одном уровне. У одного нейрона стабильное (с I по VI фракции) значение моды реакции сменялось ее увеличением.

Для выяснения существования определенной связи между ЛП, мощностью и продолжительностью начального компонента ответа, а также временем появления моды реакции нами проведен корреляционный анализ. В результате такого анализа у 12 Н выявлена прямопропорциональная зависимость между мощностью и продолжительностью начального компонента реакции. В то же время прямо— или обратнопропорциональная зависимость между ЛП и мощностью реакции, ЛП и продолжительностью начального компонента реакции, ЛП и временем появления моды реакции и т.д. была выявлена у незначительного количества Н.

Наряду с изменением характеристик начально-возбудительного компонента реакции в процессе МРС ТН в постстимуляционный период у Н ТАО также происходят периодические изменения вторичных компонентов реакции. Как видно из рис. 1 (Б), фаза угнетения импульсной активности, следующей за начально-возбудительным компонентом реакции, и характеристики вторично-возбудительного компонента постоянно изменяются.

В результате пофракционного анализа ПСТГ было также установлено, что в процессе МРС ТН у Н ТАО происходят периодические изменения характера импульсной активности не только в постстимуляционный период, но и в престаимуляционный (рис. 1, Б). При этом у 21 Н во II, III и IV, во II-V или во II-VII фракциях (относительно I) происходило увеличение ЧГИ в престаимуляционный период с последующими колебаниями (рис. 2, А). У 20 нервных клеток уменьшение уровня импульсной активности в фоне происходило по II, по III, по IV или по VI фракции с последующим ее увеличением и флуктуациями. У пяти Н на протяжении первых двух фракций импульсная активность находилась на одном уровне. При этом у одного нейрона она сменилась увеличением, а у четырех — уменьшением (рис. 2, Б) с последующими периодическими колебаниями.

Анализ изменения импульсной активности по данным ПСТГ в пре— и постстимуляционный периоды, ЛП, мощности и продолжительности начально-возбудительного компонента, а также времени появления моды реакции показало, что у значительного большинства Н ТАО при МРС ТН первоначальное изменение (увеличение или уменьшение указанных параметров) заканчивается уже во II фракции. Следует отметить, что первоначальное изменение средней ЧГИ в пре— и постстимуляционный периоды носило у 31 Н как одно (например, одновременное увеличение средней ЧГИ в фоне и в постстимуляционный период и т.п.), так и у 15 Н — разнонаправленный (например, увеличение средней ЧГИ в фоне и ее уменьшение в постстимуляционный период) характер. При этом из 15 Н, у которых первоначальное изменение средней ЧГИ в пре— и постстимуляционный периоды носило разнонаправленный характер, у шести Н в постстимуляционный период в первых нескольких фракциях наблюдали увеличение среднего уровня ЧГИ, в то время как в постстимуляционный период — ее уменьшение. На ПСТГ

девяти других Н наблюдали обратную картину: в первых нескольких фракциях уменьшение средней ЧГИ в фоне сопровождалось ее увеличением в постстимуляционный период.

Сравнительный анализ динамики средних значений фоновой и вызванной импульсной активности у Н ТАО с реакцией начального возбуждения в процессе МРС ТН показывает, что на определенном этапе стимуляции разница между этими показателями достигает достовернозначимого уровня (рис. 2), причем у 21 Н она выявляется уже в I фракции, у 18 нервных клеток — во II-VII фракциях и у трех Н — в XI-XVII фракциях. В то же время, у четырех Н ни в одной из фракций достоверная разница между импульсной активностью в постстимуляционный период относительно престимуляционного не выявлена.

У двух Н теменной коры, имевших начально-тормозный тип реакции, в процессе МРС ТН все параметры, характеризующие функциональное состояние нервной клетки, также претерпевали периодические изменения. Следует отметить, что продолжительность тормозного компонента у этих Н в процессе МРС ТН изменялась незначительно (на 20-40 мс), в то время как глубина торможения практически не изменялась, а следующий за начальным торможением возбудительный компонент реакции претерпевал существенные периодические изменения (рис. 7, Б).

Таким образом, наши исследования показали, что Н ТАО, в процессе МРС так же как и различные структуры головного мозга [1; 3; 5; 7; 8] претерпевают существенные периодические изменения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Батуев А.С., Куликов Г.А. Введение в физиологию сенсорных систем.— М: Высшая школа, 1983.— 248 с.
2. Коренюк И.И., Бруннер Е.Ю. Характеристика реакций нейронов теменной ассоциативной коры кошки на стимуляцию нижнечелюстной ветви тройничного нерва // Наст. сборник
3. Казаков В.Н., Шевченко Н.И., Пронькин В.Г., Колонки в коре головного мозга (морфо-функциональный аспект)// Успехи физиологической науки.— 1979.— 10.— 4.— С. 96-115.
4. Серков Ф.Н. Корковое торможение.— Киев: Наук. думка.— 1986.— 248с.
5. Старожук В.М. Нейронные механизмы обучения.— Киев: Наукова Думка, 1986.— 264 с.
6. Шевко Г.Н., Баканова Н.Ф. Динамика импульсной активности нейронов ассоциативной коры бодрствующей кошки при выработке и упрочинен оборонительного условного рефлекса // Нейрофизиология.— 1978.— 10, N 6.— С. 536-572.
7. Чиженкова Р.А. Структурно-функциональная организация сенсомоторной коры.— М.: Наука, 1986.— 241 с.
8. Чиженкова Р.А. Циклические процессы в нейронных популяциях коры при раздражении структур мозга // Циклы природы и общества.— Вып. 3-4, 1995.— С. 213-214.

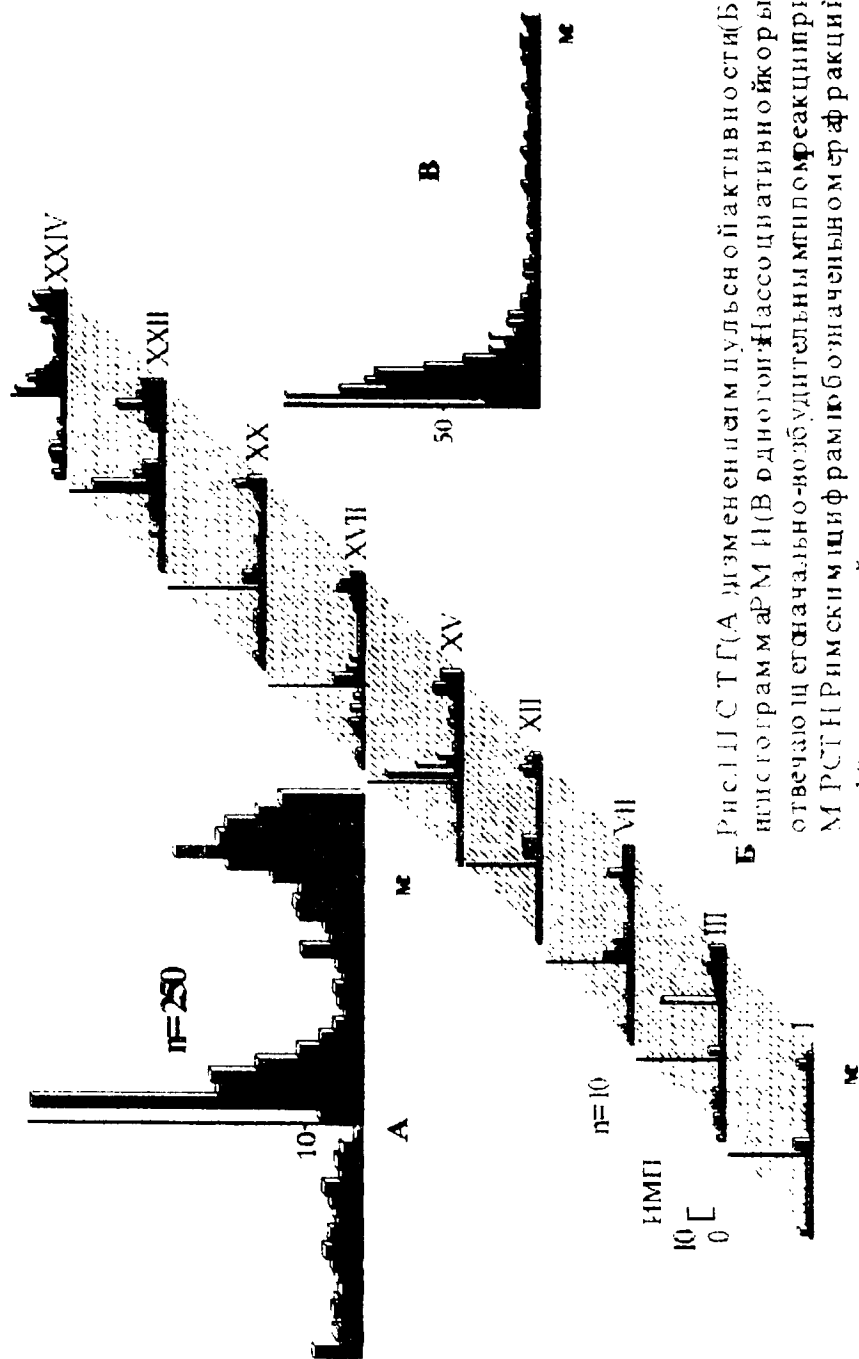


Рис. 1. С. Т. Г. (А) изменение импульсной активности (Б) или спектра МРСТН (В) в однополюс. Ассоциативной коры, отвечающей изначально возбужденным типом реакции МРСТН Римским цифрами обозначены многофракционный (раздражений).
 По оси абсцисс:
 На А, Б — время продолжительности однополюса — 20 мс.
 На А, В — время продолжительности однополюса — 2 мс.

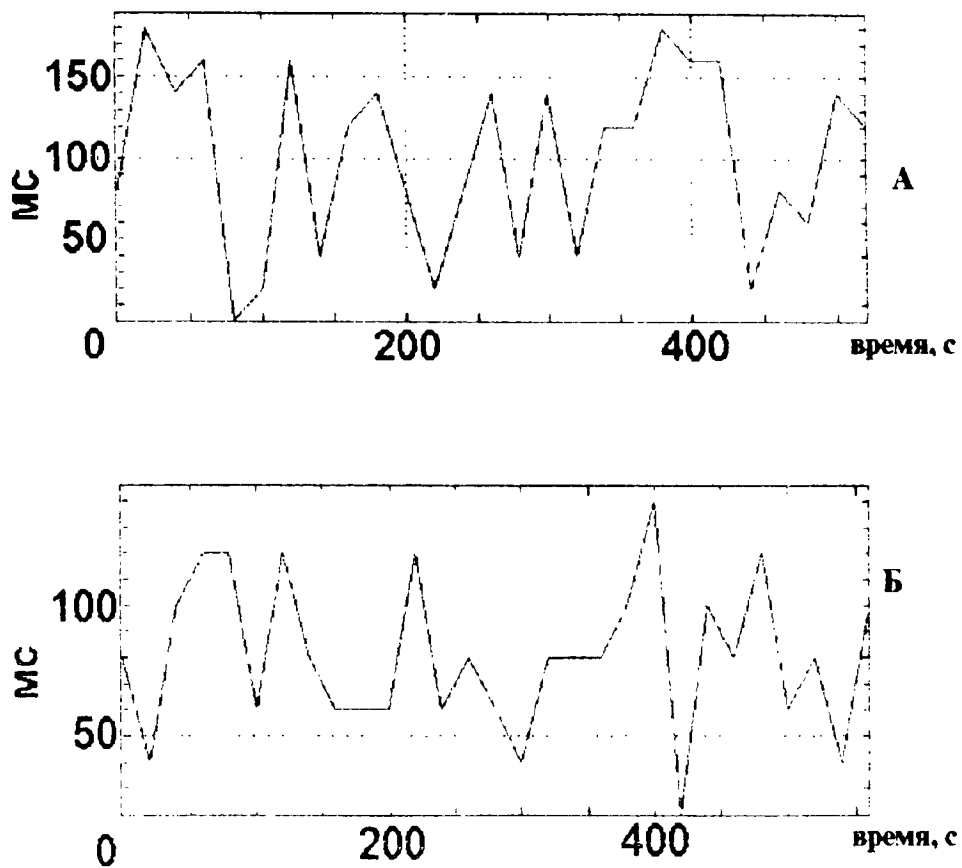


Рис. 3. Графики колебания значения латентного периода реакции двух нейронов ассоциативной коры с начально-возбудительным типом реакции, при многократной ритмической стимуляции тройничного нерва.

По оси абсцисс — время стимуляции, с.
По оси ординат — латентный период, мс.

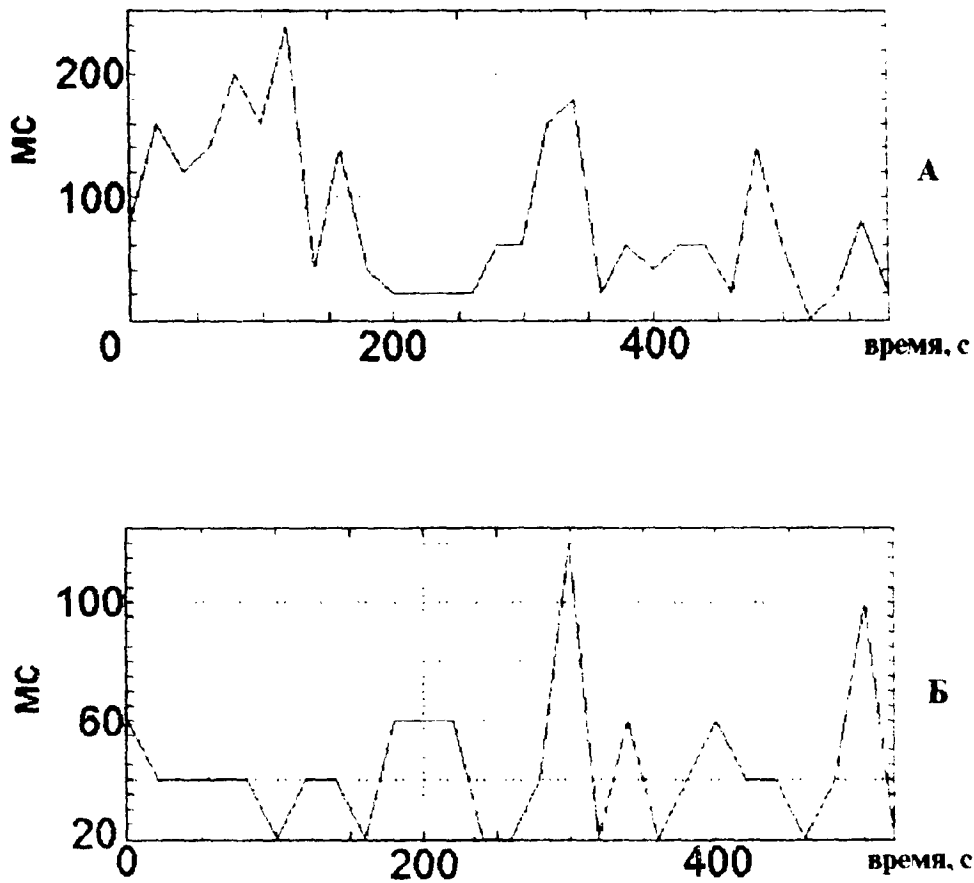


Рис. 4. Графики колебания продолжительности реакции двух нейронов ассоциативной коры с начально-возбудительным типом реакции при многократной ритмической стимуляции тройничного нерва.

По оси абсцисс — время стимуляции, с.

По оси ординат — продолжительность реакции, мс.

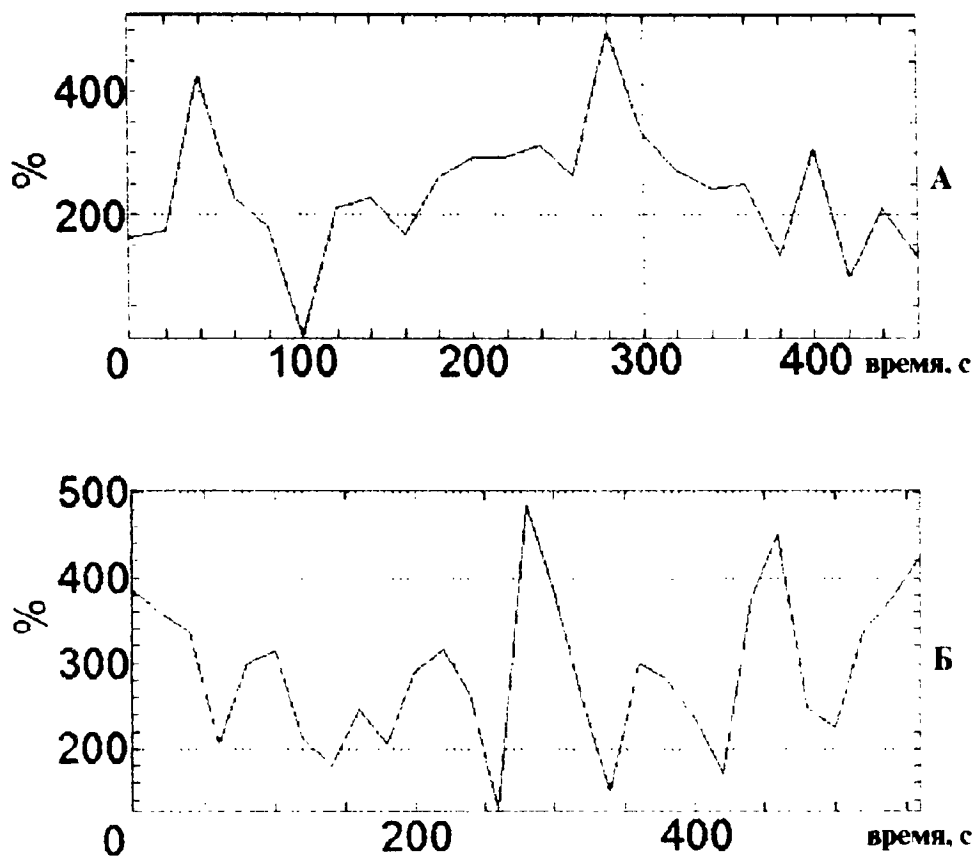


Рис. 5. Графики колебания мощности реакции двух нейронов ассоциативной коры с начально-возбудительным типом реакции при многократной ритмической стимуляции тройничного нерва.

По оси абсцисс — время стимуляции, с.

По оси ординат — мощность реакции, %.

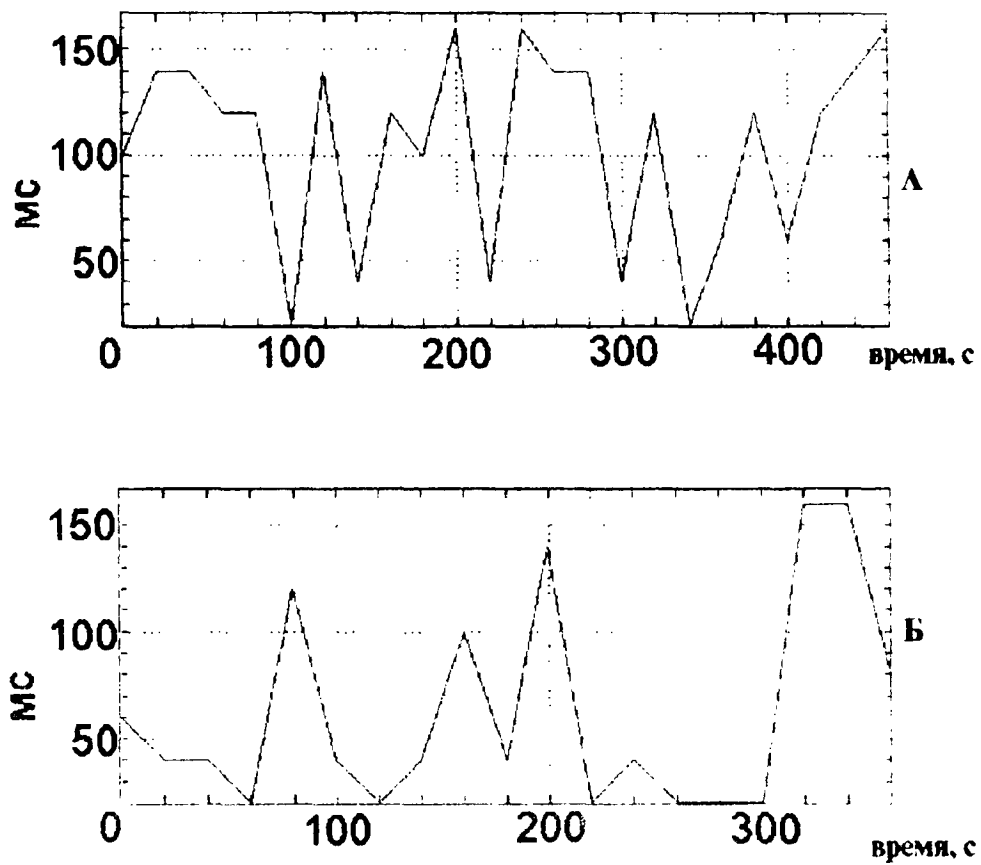


Рис. 6. Графики колебания моды реакции двух нейронов ассоциативной коры с начально-возбудительным типом реакции при многократной ритмической стимуляции тройничного нерва.

По оси абсцисс — время стимуляции, с.

По оси ординат — мода реакции, мс.

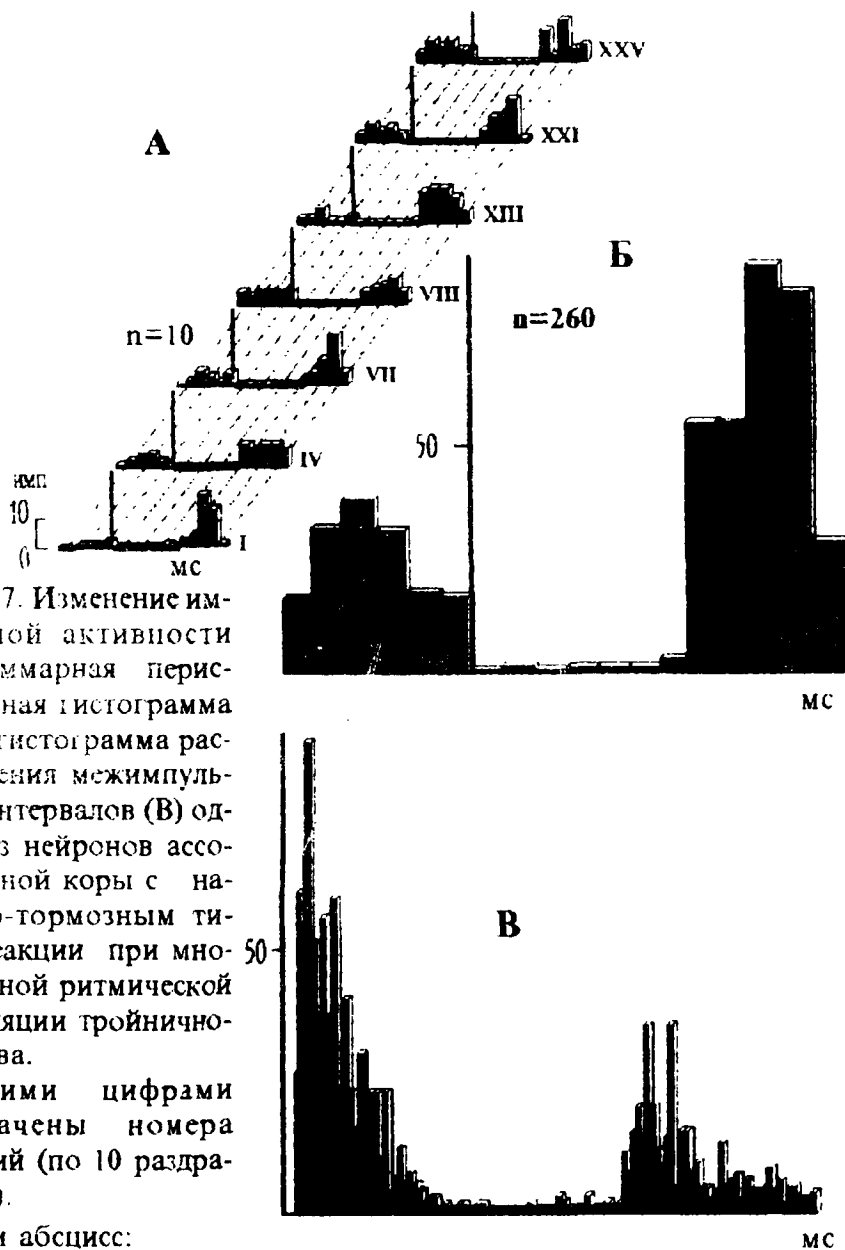


Рис. 7. Изменение импульсной активности (А), суммарная перистимульная гистограмма (Б), и гистограмма распределения межимпульсных интервалов (В) одного из нейронов ассоциативной коры с начально-тормозным типом реакции при многократной ритмической стимуляции тройничного нерва.

Римскими цифрами обозначены номера фракций (по 10 раздражений).

По оси абсцисс:

На А, Б — время, мс; продолжительность одного бина — 20 мс.

На В — время, мс; продолжительность одного бина — 2 мс.

По оси ординат — количество импульсов в бине.