

О. Г. БАКЛАВАДЖЯН, Э. Г. АСТВАЦАТРЯН, А. Г. ДАРБИНЯН,  
В. С. ЕГАНОВА

## ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГИПОТАЛАМО-КОРКОВЫХ ВЫЗВАННЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ У КОШЕК

В условиях острого эксперимента на кошках методом вызванных потенциалов (ВП) исследованы проекции различных структур гипоталамуса на неокортекс. Обнаружено 2 фокуса максимальной активности, расположенные в сигмовидной и супрасильвиевой извилинах.

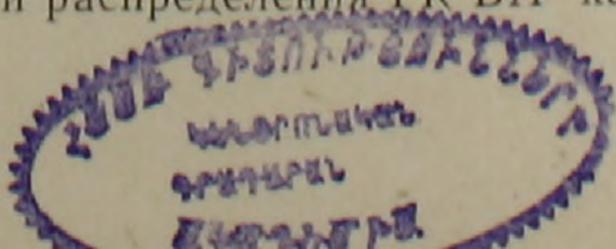
При сопоставлении гипоталамо-корковых и таламо-корковых (на раздражение VPL) ВП в сенсомоторной коре в хроническом эксперименте обнаружено их большое сходство.

Данные дают основание предполагать наличие как прямых, так и опосредованных связей гипоталамуса с неокортексом.

Гипоталамическая регуляция соматической, вегетативной и эмоционально-психической активности осуществляется при обязательном участии гипоталамо-кортикальной системы интеграции. В связи с этим представляет интерес изучение морфо-функциональных связей между гипоталамусом и корой больших полушарий. В последние годы в ряде работ [4, 13 и др.] методом ВП проведен анализ восходящих влияний гипоталамуса. Особое место среди этих исследований занимают работы Карамяна [11], в которых изучен филогенетический аспект гипоталамо-корковых взаимоотношений у амфибий, рептилий и низших млекопитающих, в частности у крыс [12] и у кроликов [18]. В литературе имеются и некоторые данные о нейро-химической конструкции гипоталамо-кортикальных связей [1]. Представляют интерес и работы, в которых изучены клеточные механизмы гипоталамо-корковых взаимоотношений [2, 16, 19 и др.].

Большой вклад в проблему гипоталамо-корковых взаимоотношений внесли исследования Э. А. Асратяна и его сотрудников [3]. В этих исследованиях изучены не только вопросы, касающиеся механизмов замыкания временной связи, но и регуляции вегетативных функций. В связи с этим нам особенно приятно представить некоторые новые данные в области электрофизиологии корково-подкорковых взаимоотношений.

В литературе мы не встретили исследований, касающихся проекций различных структур гипоталамуса в неокортексе у кошек. Нет также данных по сравнительной электрофизиологической характеристике «неспецифических» гипоталамо-корковых (ГК) и «специфических» таламо-корковых (ТК) ВП. В данной работе представлены результаты исследования характеристики и распределения ГК ВП как в острых, так и в



хронических условиях эксперимента. Изучены особенности ГК ВП в сенсомоторной и супрасильвиевой областях коры мозга. В хронических экспериментах вызванные ответы сенсомоторной коры на раздражение задне-латерального гипоталамуса сопоставлялись с электрическими ответами, возникающими в этой же области коры на раздражение специфического, релейного ядра таламуса—VPL. Для анализа генеза некоторых компонентов ГК ВП приводятся некоторые данные, полученные при микроэлектрофизиологическом исследовании вызванных разрядов нейронов сенсомоторной коры при раздражении задней области гипоталамуса.

*Материал и методика.* Опыты были поставлены на кошках как в условиях острого, так и хронического экспериментов. Острые опыты проводились на ненаркотизированных животных, обездвиженных дитилином. Как в острых, так и в хронических экспериментах диэнцефальные структуры раздражались при помощи игольчатых биполярных электродов, изолированных по всей длине, кроме кончика острия (диаметр 50—80 мк), с межэлектродным расстоянием 1 мм. Стереотаксическая ориентация электродов в области гипоталамуса и специфического ядра VPL таламуса осуществлялась по координатам атласа Джаспера и Аймон-Марсана [20]. Прямоугольные стимулы длительностью 0,1 мсек подавались от стимулятора с радиочастотным выходом. При изучении циклов восстановления ГК и ТК ВП применялась техника парных стимулов. ВП регистрировались при помощи шариковых серебряных электродов с поверхности коры в острых экспериментах и эпидурально—в хронических. Микроэлектродная регистрация спайковой активности нейронов сенсомоторной коры осуществлялась экстраклеточно стеклянными капиллярами с диаметром кончика около 2 мк. Потенциалы предварительно усиливались и регистрировались с экрана двухлучевого осциллоскопа. Отклонение луча вверх соответствует электронегативности.

*Результаты и обсуждение.* При раздражении различных структур заднего, медиального и переднего гипоталамуса в сенсомоторной коре регистрируются положительно-отрицательные потенциалы с латентным периодом (л. п.) 0,8—2,5 мсек. На нисходящем колене положительной фазы ( $P_1$ ) часто наблюдаются пикообразные колебания длительностью 1—1,5 мсек. Вслед за положительным колебанием следует отрицательная фаза ( $N_1$ ) гипоталамо-коркового ответа, после которой в большинстве случаев регистрируется следовой положительный потенциал ( $P_2$ ) (рис. 1А). У некоторых животных ГК ВП сенсомоторной коры осложняются более поздними добавочными колебаниями. Фокус максимальной активности (ФМА), как правило, находится в пределах передней сигмовидной извилины. В передней и средней супрасильвиевой извилине ГК ВП имеют монофазную поверхностно-отрицательную конфигурацию (рис. 1Б). Л. п. ответов в ФМА составляет 3—6 мсек. В некоторых случаях за отрицательной фазой следует следовая положительность. Выявлены значительные амплитудные различия при раздражении разных отделов гипоталамуса. Так, стимуляция задней области (рис. 1А1) приводит к генерации более выраженных ВП по сравнению с передней (рис. 1А4). Более эффективной оказалась стимуляция латеральной области (рис. 1А5) по сравнению с медиальной областью (рис. 1А3). Итак, данные, полученные при иссле-

довании характера ВП при раздражении различных структур гипоталамуса, указывают на преимущественную связь структур заднего и латерального гипоталамуса с сенсомоторной областью неокортекса. Ответы в сенсомоторной коре, вызванные раздражением заднего и латерального гипоталамуса, более устойчивы и стабильны, чем поверхностно-негативные ответы супрасильвиевой извилины.

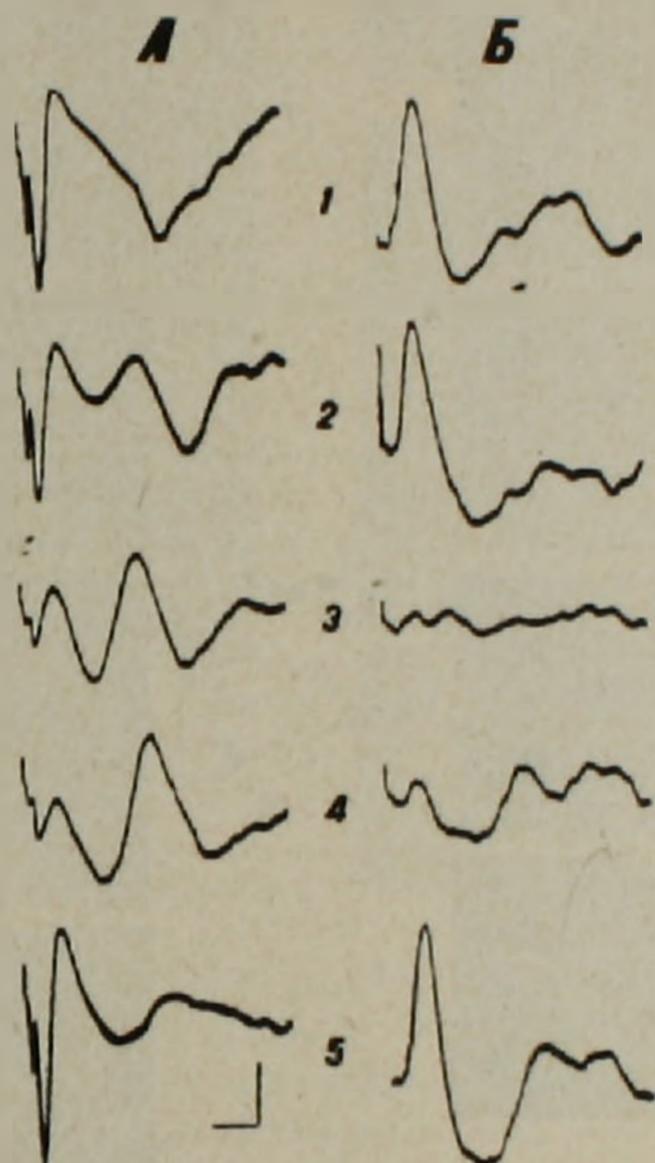


Рис. 1. Гипоталамо-корковые ВП в передней сигмовидной (А) и средней супрасильвиевой (Б) извилине. Острый эксперимент. 1—ГК ВП на раздражение заднего гипоталамического ядра; 2—дорсо-медиальной, 3—вентро-медиальной, 4—передней; 5—латеральной области гипоталамуса. Время—10 мсек, усиление—200 мкв.

Стабильные и выраженные ГК ВП положительно-отрицательной конфигурации регистрируются в сенсомоторной коре при раздражении задне-латерального гипоталамуса и у бодрствующих кошек (рис. 2А). И в условиях хронического эксперимента на начальной поверхностно—положительной фазе ВП регистрируются обычно добавочные пикообразные колебания. На рис. 2А показано изменение ГК ВП сигмовидной извилины на стимулы нарастающей интенсивности. Видно, что наиболее низким порогом Т характеризуется начально-положительное колебание. При интенсивности раздражения 1,6 Т (рис. 2Аб) возрастает амплитуда начального компонента и появляется или резко возрастает амплитуда отрицательного компонента. На осциллограмме рис. 2Ав зарегистрирован ВП при пороге 3Т, а на рис. 2Аг иллюстрируется осциллограмма с поздним положительным компонентом при меньшей скорости развертки луча осциллоскопа (0,3 сек). «Неспецифические» ГК ВП во многом сходны со специфическими ТК ответами. На рис. 2Б приведены

осциллограммы ТК ВП, зарегистрированные в той же точке сенсомоторной коры, что и ГК ВП. И здесь на положительной фазе имеется ряд дополнительных колебаний. Хотя конфигурация ТК ВП аналогична конфигурации ГК ВП, специфические ответы сенсомоторной коры, вы-

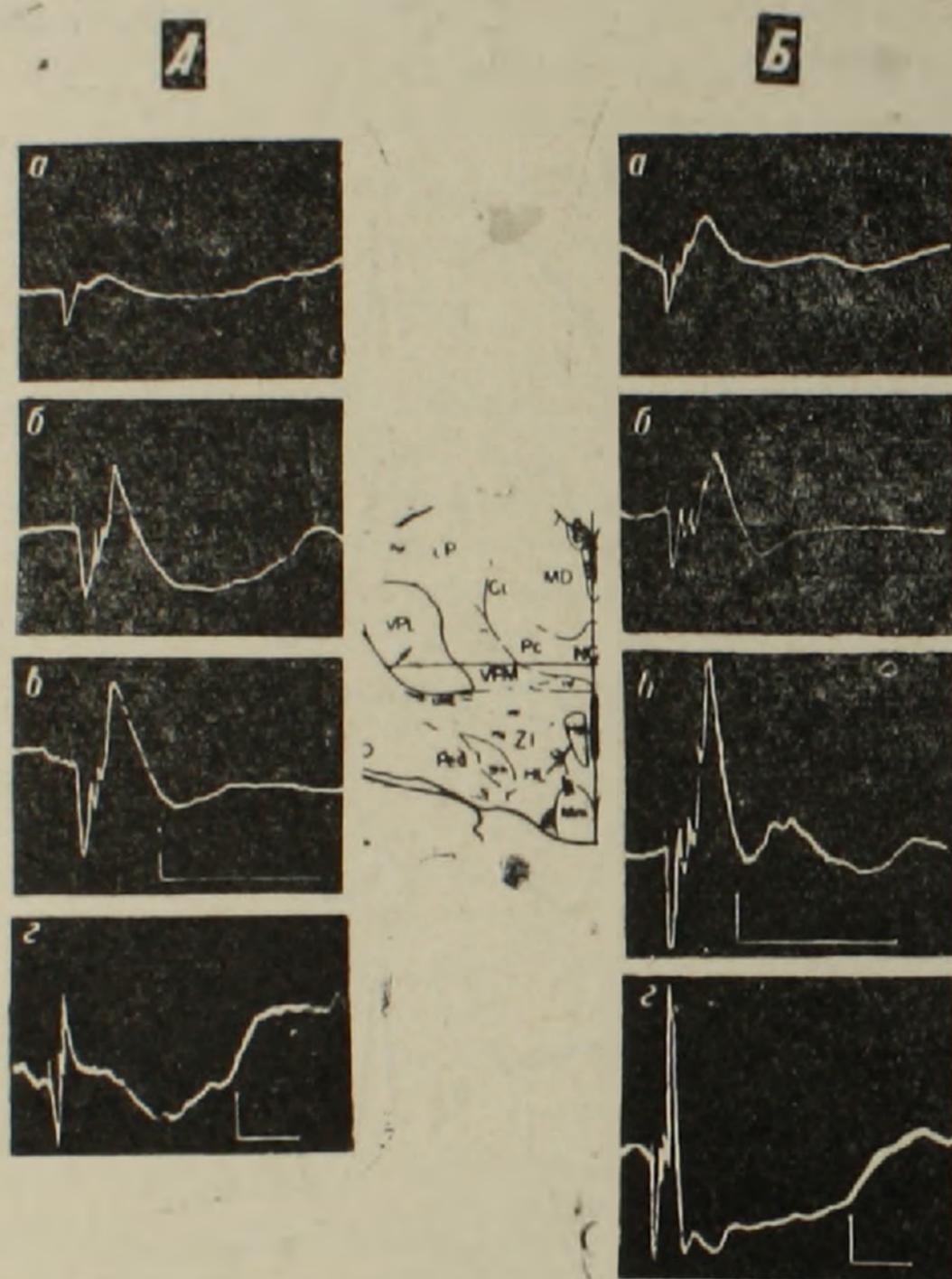


Рис. 2. Гипоталамо-корковые (А) и таламо-корковые (Б) ВП в сенсомоторной коре. Хронический эксперимент. а—при околопороговом (1Т) раздражении задне-латеральной области гипоталамуса и вентропостеролатерального ядра таламуса; б—при раздражении силой 1,6 Т; в—при раздражении силой 3Т; г—то же при медленной развертке луча осциллоскопа (0,3 сек). Время—20 мсек, усиление—50 мкв.

званные раздражением VPL, обладают рядом характерных особенностей. Они характеризуются более низким порогом и большой амплитудой всех компонентов.

Дальнейший анализ ГК и ТК ВП у хронических животных проведен методом парных стимулов. На рис. 3 приведен цикл восстановления ГК (рис. 3А) и ТК (рис. 3Б) ВП. Показано, что оба типа ответов сенсомоторной коры характеризуются очень коротким рефрактерным периодом. Так, при интервале между стимулами 5 мсек на тестирующее раздражение уже выявляется ранний положительный компонент. В интервалах 10—50 мсек все еще наблюдается подавление отрицательного компонента второго ответа. В интервалах 75 и 100 мсек наблюдается почти полное восстановление всех компонентов начального комплекса ВП.

На рис. 3АБз показано полное восстановление ВП на тестирующий стимул при интервале 200 мсек. Важно отметить, что цикл восстановления ГК ВП сходен с циклом восстановления ТК ответов.

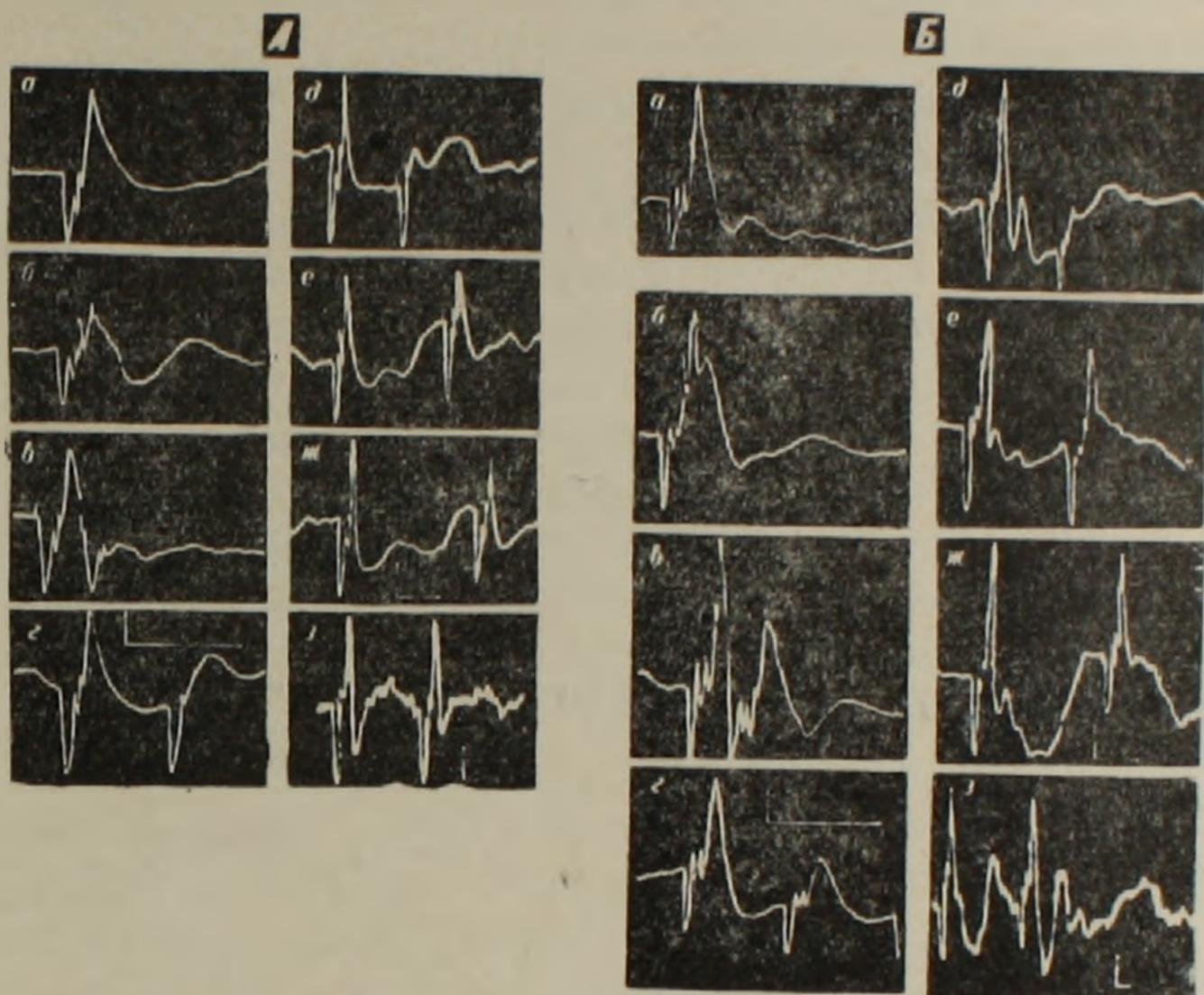


Рис. 3. Цикл восстановления гипоталамо-корковых (А) и таламо-корковых (Б) ВП сенсомоторной коры. Хронический эксперимент. а—при одиночном раздражении; б—при парном раздражении с интервалом между кондиционирующим и тестирующим стимулами 5 мсек; в—при интервале 10 мсек; г—при интервале 25 мсек; д—при интервале 50 мсек; е—при интервале 75 мсек; ж—при интервале 100 мсек; з—при интервале 200 мсек. Время 20 мсек, усиление—50 мкв.

Регистрация в фронтальной коре ГК ВП с л. п. меньше одной мсек свидетельствует о возможной моносинаптической связи задне-латеральной области гипоталамуса с сенсомоторной корой. Почти такой же л. п. моносинаптических ТК ВП. Вызванные разряды нейронов сенсомоторной коры с л. п. 1,5—4 мсек зарегистрированы и в исследованиях Сторожук и соавт. [19]. О моносинаптической природе коротколатентных компонентов ГК ВП свидетельствует высокая воспроизводимость ответов на раздражение пачкой стимулов частотой 200—300 в сек. Выявленные в наших электрофизиологических экспериментах коротколатентные, вероятно, моносинаптические ответы в сенсомоторной коре при раздражении заднего и латерального гипоталамуса у кошек находят подтверждение в морфологических исследованиях Леонтович [14], в которых установлена проекция некоторых нейронов заднего гипоталамуса во внутреннюю капсулу. Нейро-гистологические данные Моторной [17], доказывающие наличие прямых эфферентных связей гипоталамуса со структурами не только палео-, архи-, но и неокортекса, получены на кроликах. Больше морфологических данных имеется о наличии прямых нисходя-

щих связей неокортекса с гипоталамусом [21, 22, 24, 25]. В этой связи интересно отметить, что в наших предыдущих электрофизиологических исследованиях [6] максимальный ответ в гипоталамусе регистрируется при раздражении сенсомоторной коры, и ФМА ГК ВП локализуется в задне-латеральной области гипоталамуса, т. е. в структурах, которые, как показано настоящим исследованием, имеют и максимальную восходящую проекцию в сенсомоторную область неокортекса. Тесная функциональная взаимосвязь задней области гипоталамуса и сенсомоторной коры установлена и при изучении кросскорреляционной функции электрической активности гипоталамуса и коры [9], а также в электроэнцефалографических исследованиях ряда авторов [8 и др.]. Нет сомнения, что этот вопрос является сложным и трудноразрешимым, так как известно, что в области раздражения и разрушения задней и задне-латеральной области гипоталамуса проходят восходящие ретикуло-гипоталамо-корковые пути. По данным Ильюченка и сотр. [9, 15], основной путь, ответственный за генерацию коротколатентных ретикулокорковых ответов в сенсомоторной коре (л. п. 3—3,5 мсек), проходит через мамиллярное тело, латеральный гипоталамус и внутреннюю капсулу.

Что касается генеза ГК ВП, мы считаем, что начальная положительная фаза имеет сложное происхождение и содержит как компонент дипольного потенциала, отражающего отрицательные глубинные постсинаптические потенциалы (ПСП), так и компонент положительного трактового потенциала. Регистрируемые на положительной фазе пикообразные колебания отражают активность трактовых потенциалов действия. Об этом свидетельствуют регистрируемые микроэлектродами потенциалы действия с л. п. 0,8—1,5 мсек (рис. 4), что соответствует л. п. допол-

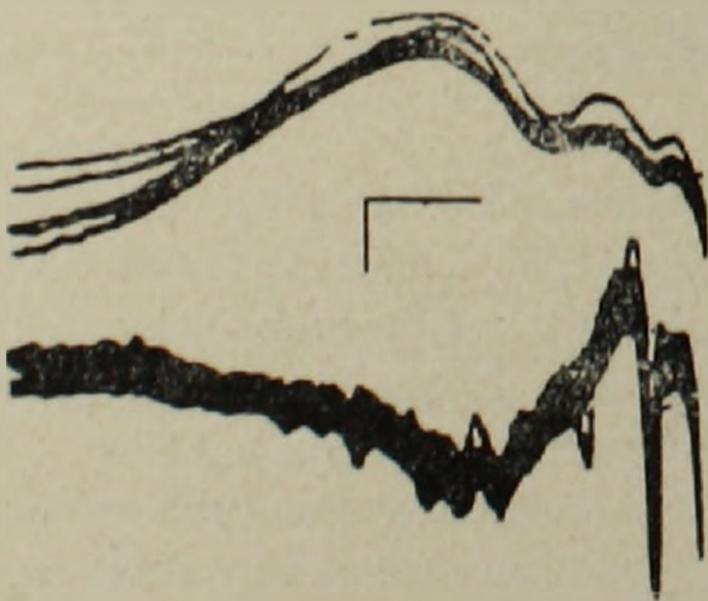


Рис. 4. Ответ нейрона (верхняя кривая), зарегистрированного на глубине 2300 мк в области передней сигмовидной извилины и суммарный ВП (нижняя кривая) на одиночное раздражение задне-латеральной области гипоталамуса. Обратите внимание на очень короткий л. п. потенциала действия (л. п. 0,8 мсек). Время—2,5 мсек, усиление—200 мкв.

нительных колебаний на нисходящем или восходящем колене положительной фазы ВП. О трактовой природе компонента начального положительного колебания свидетельствует и высокая воспроизводимость положительной фазы ВП как при применении парных стимулов, так и при высокочастотном раздражении гипоталамуса. Отрицательная фаза ВП в

сенсомоторной коре и монофазный отрицательный потенциал в супра-силвиевой извилине, по всей вероятности, являются ПСП поверхностных аксо-дендритических синапсов. Об аксо-дендритической природе отрицательного компонента ГП ВП свидетельствуют данные наших предыдущих исследований по взаимодействию отрицательного потенциала прямого коркового ответа с отрицательным потенциалом ГК ВП [7]. Отмечено облегчение дендритного потенциала прямого коркового ответа во время развития отрицательного отклонения ГК ВП. Данные об облегчающем влиянии заднего гипоталамуса на отрицательные потенциалы прямого коркового ответа также создают определенную убежденность в том, что, действительно, отрицательный компонент ГК ВП отражает активность аксо-дендритических синапсов [5].

Заслуживают внимания данные о большом сходстве электрофизиологических характеристик «неспецифических» ГК и специфических ТК ВП. Отсутствие принципиальных различий между ВП двух восходящих афферентных систем на уровне коры говорит еще раз об условности и искусственности разделения афферентных систем мозга на неспецифические и специфические.

Институт физиологии  
им. Л. А. Орбели АН АрмССР

Հ. Գ. ՐԱԿԱՎԱԶՅԱՆ, Է. Գ. ԱՍՏՎԱԾԱՏՐՅԱՆ, Ա. Գ. ԴԱՐԻՆՅԱՆ, Վ. Ս. ԵԳԱՆՈՎԱ

### ՀԻՊՈԹԱԼԱՄՈ-ԿԵՂԵՎԱՅԻՆ ՀՐԱՀՐՎԱԾ ՊՈՏԵՆՑԻԱԼՆԵՐԻ ԷԼԵԿՏՐԱՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԲՆՈՒԹԱԳՐՈՒՄԸ ԿԱՏՈՒՆԵՐԻ ՄՈՏ

#### Ա մ փ ո փ ո լ մ

Աշխատանքը կատարվել է կատունների վրա սուր և բրոնխի փորձի պայմաններում: Հիպոթալամուսի տարրեր կառուցվածքների գրգռումից նոր կեղևում ուսումնասիրվել է հիպոթալամո-կեղևային հրահրված պոտենցիալների բնույթը և տարածումը: Մեկ սերիա բրոնխի փորձերով կատարվել է սուր յուրահատուկ հիպոթալամո-կեղևային և յուրահատուկ թալամո-կեղևային հրահրված պոտենցիալների համեմատական էլեկտրաֆիզիոլոգիական անալիզ: Հաստատված է, որ հիպոթալամուսի տարրեր կառուցվածքների մեկական գրգռումից զգացողա-շարժողական կեղևում ստացվում է դրական-բացասական կոնֆիգուրացիայով հրահրված պատասխաններ 0,8—2,5 մվրկ զաղտնի շրջանով: Սուպրասիլվյան գալարում հրահրված պոտենցիալները բնութագրվում են նախնական բացասականությամբ և գրանցվում են 3—6 մվրկ զաղտնի շրջանով: Մաքսիմալ ամպլիտուդայով կեղևային պատասխաններ ստացվում են հիպոթալամուսի հետին և լատերալ շրջանի գրգռումից: Ոչ «յուրահատուկ» հիպոթալամո-կեղևային պատասխանները իրենց շատ հատկություններով (կոնֆիգուրացիա, զաղտնի շրջան) նմանվում են յուրահատուկ թալամո-կեղևային պատասխաններին: Զույգ գրգիչների տեսանիկական կիրառելիս հաստատվել է, որ սուր յուրահատուկ հիպոթալամո-կեղևային հրահրված պոտենցիալների վերա-

կանգնման ցիկլը նման է յուրահատուկ թալամո-կեղևային պատասխանների վերականգնման ցիկլին: Քննարկվում է հիպոթալամոսի վերելակ փոխանցման ազդեցությունը և հիպոթալամո-կեղևային հրահրված պատասխանների տարրեր մասերի ծագումը:

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Абулидзе Г. В. Сб. Физиологическая роль медиаторов. Казань, 1972.
2. Арушанян Э. Б., Белозерцев Ю. А. Нейрофизиология, 4, 2, 115, 1972.
3. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. М., 1953.
4. Бадам-Ханд Лхамсүрэн. Электрофизиологический анализ гипоталамо-кортикальных восходящих влияний. Автореф. канд. дисс., М., 1965.
5. Баклаваճյան Օ. Գ. Вегетативная регуляция электрической активности мозга. Л., 1967.
6. Баклаваճյան Օ. Գ., Աստվաճատրյան Յ. Գ. В кн.: Кораковая регуляция деятельности подкорковых образований головного мозга. Тбилиси, 1968.
7. Баклаваճյան Օ. Գ., Назарян В. Р. К анализу механизмов влияния гипоталамуса на дендритные потенциалы коры мозга. (Дендриты, структура и функциональные свойства). Мат-лы симпозиума, М., 1971.
8. Герасимович Э. В. О роли гипоталамических и стволовых ретикулярных аппаратов в осуществлении некоторых химических и биоэлектрических процессов в коре больших полушарий. Автореф. канд. дисс., Харьков, 1970.
9. Златин Р. С., Куликов М. А., Бошовская Л. В. Физиол. журн. СССР, 56, 6, 851, 1970.
10. Ильюченко Р. Ю., Гилинский М. А. Конструкция и медиаторы ретикуло-корковых связей. Л., 1971.
11. Карамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л., 1970.
12. Крачук Г. П. Журн. эволюц. биохимии и физиол., 4, 3, 276, 1968.
13. Кржечковский А. Ю. Топогенные влияния гипоталамуса в отношении коры головного мозга. Канд. дисс., Ставрополь, 1971.
14. Лештвич Т. А. Закономерности качественно-количественной организации нейронов подкорковых и древнейших корковых образований переднего мозга кошки. Автореф. докт. дисс., М., 1973.
15. Лоскутова Л. В. Изменение биоэлектрической активности коры мозга при разрушении различных структур диэнцефальной области. Сб. докл. III научн. конф. физиолог., фармаколог. и биохим., Томск, 311, 1965.
16. Могилевский А. Я. Роль гипоталамуса в механизмах соматосенсорного проведения. Тез. докл. III Всесоюзн. конф. по физиологии вегетативн. нервн. сист. 145, 1971.
17. Моторина М. В. Журн. эволюц. биохим. и физиолог., 4, 2, 187, 1968.
18. Соллертинская Т. И. Физиол. журн. СССР, 65, 426, 1968.
19. Сторожук В. М., Владимирови И. А., Козырева Т. В., Неделькина С. В. Журн. высш. нервн. деят., 18, 1017, 1968.
20. Jasper H. H., Ajmone-Marsan C. A stereotaxic atlas of the cat. Ottawa, Canada 1954.
21. Kurotsu T., Ban T., Masai H. Med. Journ. Osaka Univ., 3, 521, 1953.
22. Le Gros Clark W., Meyer M. Brit. Med. Bull., 6, 341, 1950.
23. Wall P. D., Davis G. D. J. Neurophysiol., 14, 507, 1951.
24. Ward A. A., McCalloch W. S. J. Neurophysiol., 10, 308, 1947.