

А. И. КАРАМЯН, А. Л. АГАЯН, Н. П. ВЕСЕЛКИН

ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ В РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛАХ ГОЛОВНОГО МОЗГА МИНОГИ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ ДОРСАЛЬНЫХ ОТДЕЛОВ СПИННОГО МОЗГА

Целью работы являлось выяснение наличия сомато-сенсорного представительства в центральных отделах мозга миноги. Использовался метод регистрации вызванных потенциалов при раздражении дорсальных отделов спинного мозга. Доказано, что сомато-сенсорное представительство имеется в продолговатом, среднем, промежуточном и конечном мозгу миноги.

По настоящее время считали, что конечный мозг получает полимодальный афферентный вход только начиная с амфибий, поэтому полученные данные представляют интерес в эволюционном аспекте.

Изучение развития афферентных систем головного мозга представляет существенный интерес. Однако, если в последние годы изучению центральной структуры зрительной, обонятельной и в меньшей степени слуховой и вестибулярной афферентной систем у низших позвоночных посвящено множество работ, то относительно сомато-сенсорной афферентной системы встречаются лишь отрывочные данные, и наши представления о развитии соматического представительства основаны в основном на морфологическом материале. Настоящее исследование предпринято с целью изучения функциональной организации соматической афферентной системы в головном мозгу миноги.

Материал и методика. Опыты ставили на 41 речной миноге (*Lampetra fluviatilis*), обездвиженной Д-тубокурарином (1 мг/100 г веса), в части опытов комбинированным с хлоралозой (10 мг/100 г веса). Спинной мозг раздражали прямоугольными импульсами тока (длительность 0,5 мсек, амплитуда 1—15 в). Для раздражения использовали биполярный электрод из серебра (диаметр каждого электрода 0,3 мм, межэлектродное расстояние 0,3—0,5 см). Потенциалы отводили монополярно. Отведение производили с помощью стальных электродов (диаметр кончика 50—100 мкм) или стеклянными микроэлектродами, заполненными 2,5 М раствором хлористого калия, иногда—с добавлением 0,1 М раствора красной кровяной соли для маркировки локализации электрода по модифицированному методу Бальтитьюда [12]. Работа выполнена на физиологической установке УЭФ-5 (ИЭМ АМН СССР). Полоса частот при регистрации 0,2—800 гц.

Маркировка локализации производилась по методу, основанному на качественной цветной реакции на ионы железа [11]. Мозг срезался на замораживающем микротоме, срезы красились кармином или по Нисслию.

В опытах непрерывно осуществлялся проток воды через жабры.

Результаты и обсуждение. В мозгу миноги фоновая активность имеет низкую амплитуду и состоит из быстрых пиковых потенциалов, следующих с различной частотой и в отдельные моменты резко увеличи-

вающихся как по частоте, так и по амплитуде во всех отделах мозга. Это явление удастся спровоцировать прикосновением к животному. Очевидно, изменение фона и мышечное подергивание отражают генерализацию возбуждения в мозгу миноги, сопровождающуюся возбуждением моторных эфферентных путей [6].

При раздражении спинного мозга по всей поверхности продолговатого мозга регистрировался вызванный потенциал. На поверхности продолговатого мозга он имеет форму медленной отрицательной волны, которая появляется через 35—40 мсек после раздражения (рис. 1—1).

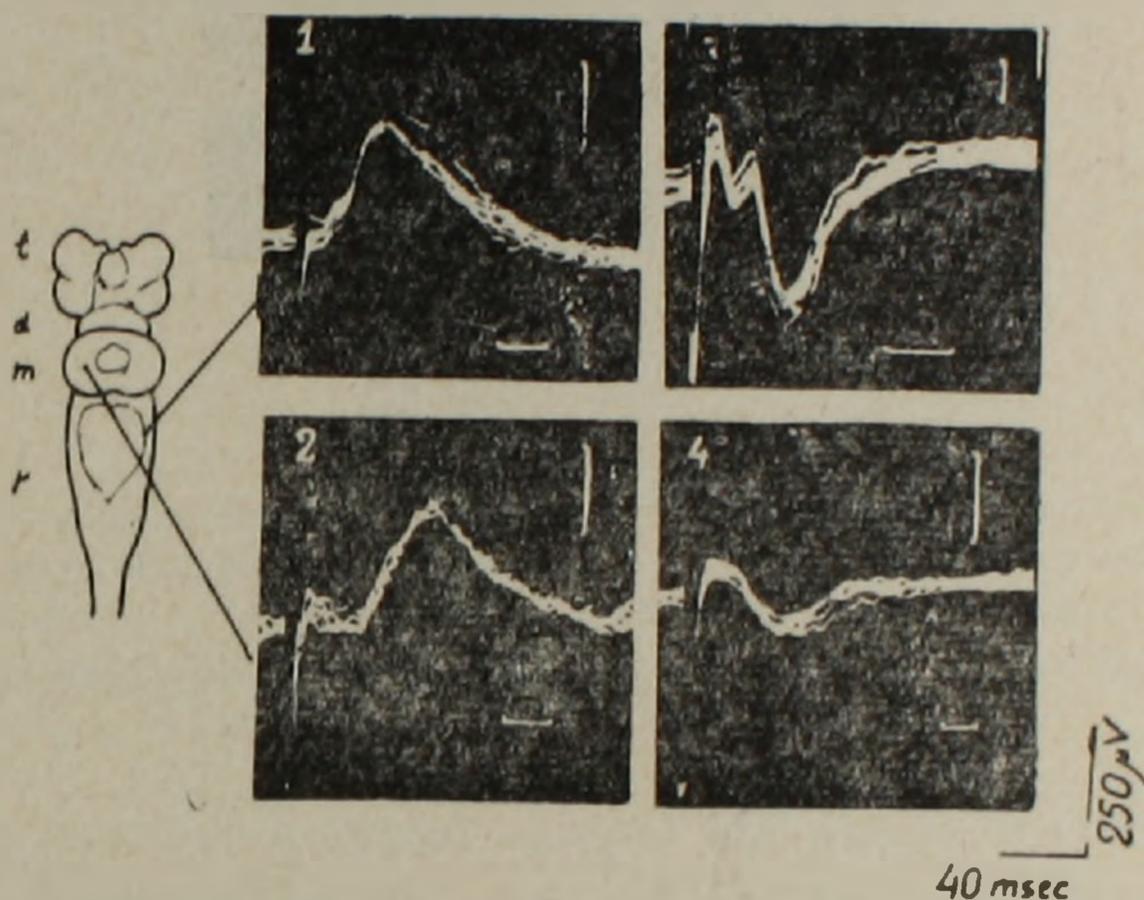


Рис. 1. Вызванный потенциал в продолговатом и в среднем мозгу миноги при раздражении спинного мозга. 1 и 2—отведение с поверхности мозга; 3 и 4—извращение потенциала при погружении отводящего электрода. Суперпозиция 5 раз. Точки регистрации показаны на схеме мозга.

Амплитуда ответа по краям и в центре была порядка 300—800 мсек, длительность потенциала—90—120 мсек. Иногда после первой отрицательной волны регистрировалось несколько более коротких отрицательных волн, амплитуда которых по сравнению с первой бывает меньше в 2—3 раза. Общая длительность последующих волн достигает 300—400 мсек. Отметим, что латентные периоды в мозгу миноги от опыта к опыту сильно варьируют, что зависит от расстояния между раздражающими и отводящими электродами; при этом другие параметры вызванного потенциала практически не меняются (рис. 2). При постепенном погружении электрода в глубину продолговатого мозга по краям ромбовидной ямки (IV желудочек) амплитуда первой отрицательной волны нарастает, на глубине 200 мкм появляется вторая положительная фаза потенциала. Дальнейшее погружение электрода приводит к полному извращению потенциала на глубине 500—600 мкм (рис. 1—3). Согласно представлению о распространении потенциалов по объемному проводнику вокруг источника тока, составленному на основании данных, полученных при работе с физиологической моделью источника тока, передвиже-

ние электрода вдоль достаточно короткого источника тока, находящегося в проводящей среде, вызывает изменение знака потенциала на обратный; передвижение же электрода, перпендикулярного ориентации источника тока, никогда не ведет к извращению, а вызывает только изме-

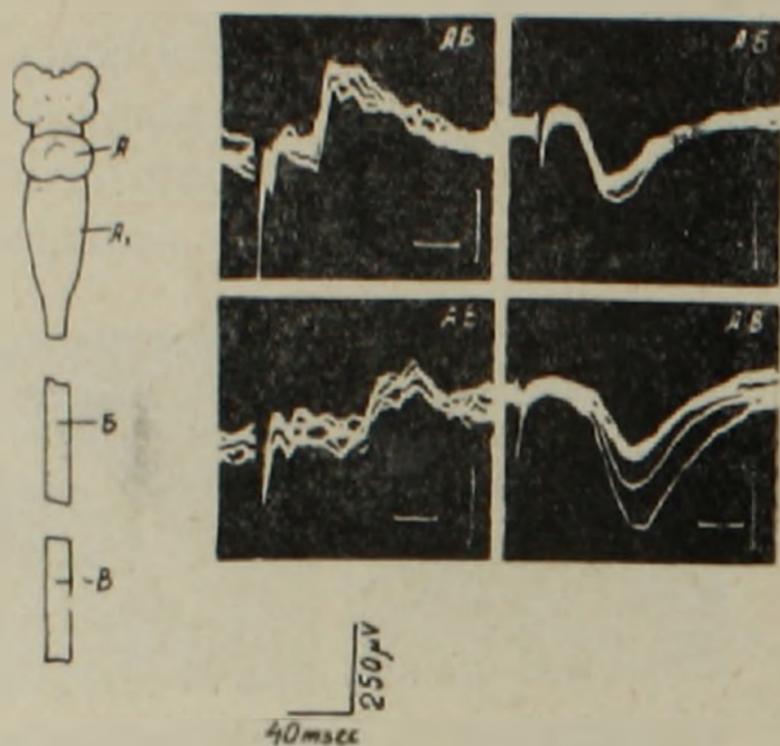


Рис. 2. Изменение латентного периода вызванных потенциалов в головном мозгу миноги в зависимости от расстояния между головным мозгом и точкой раздражения спинного мозга. Точки отведения: А—средний мозг, А₁—продолговатый мозг. Точки раздражения: Б и В—разные уровни спинного мозга.

нение величины потенциала [16]. Отсюда следует, что извращающаяся при погружении электрода медленная волна генерируется радиально расположенными элементами продолговатого мозга, ориентированными вдоль оси погружения электрода. После маркировки месторасположения кончика электрода оказалось, что извращение потенциала происходит в области висцеро-сомато-сенсорных столбов и в ретикулярном слое клеток [15]. В продолговатом мозгу на глубине более 200 мк перед вызванным потенциалом регистрируются иногда негативные или позитивные, а в большинстве случаев—негативно-позитивные спайки с латентным периодом 18—20 мсек (рис. 3).

Эти спайки чаще всего регистрируются в медно-вентральных отделах продолговатого мозга, где проходят соматические (моторные) эфферентные волокна. Одиночные спайки отводятся тогда, когда применяется микроэлектрод с диаметром кончика меньше 1 мкм, но когда в ходе опыта мы ломали кончик электрода, нам удавалось регистрировать групповые спайки разной амплитуды.

Их можно отводить и макроэлектродом. Электрические колебания, представляющие собой серию быстрых волн, отводимых в ограниченном участке как макро-, так и микроэлектродом, характерны для группы нервных волокон [13].

В продолговатом мозгу при частоте стимуляции 1 раз в 2—3 сек происходило утсменение медленной волны, при этом быстрая волна не претерпевала никаких изменений.

Сопоставляя латентные периоды и другие характеристики спайковых ответов, полученные нами, с данными авторов, исследовавших ретикулярные связи у миног [2, 3, 17], а также учитывая локализацию зон спинного и продолговатого мозга, где регистрировались быстрые коле-

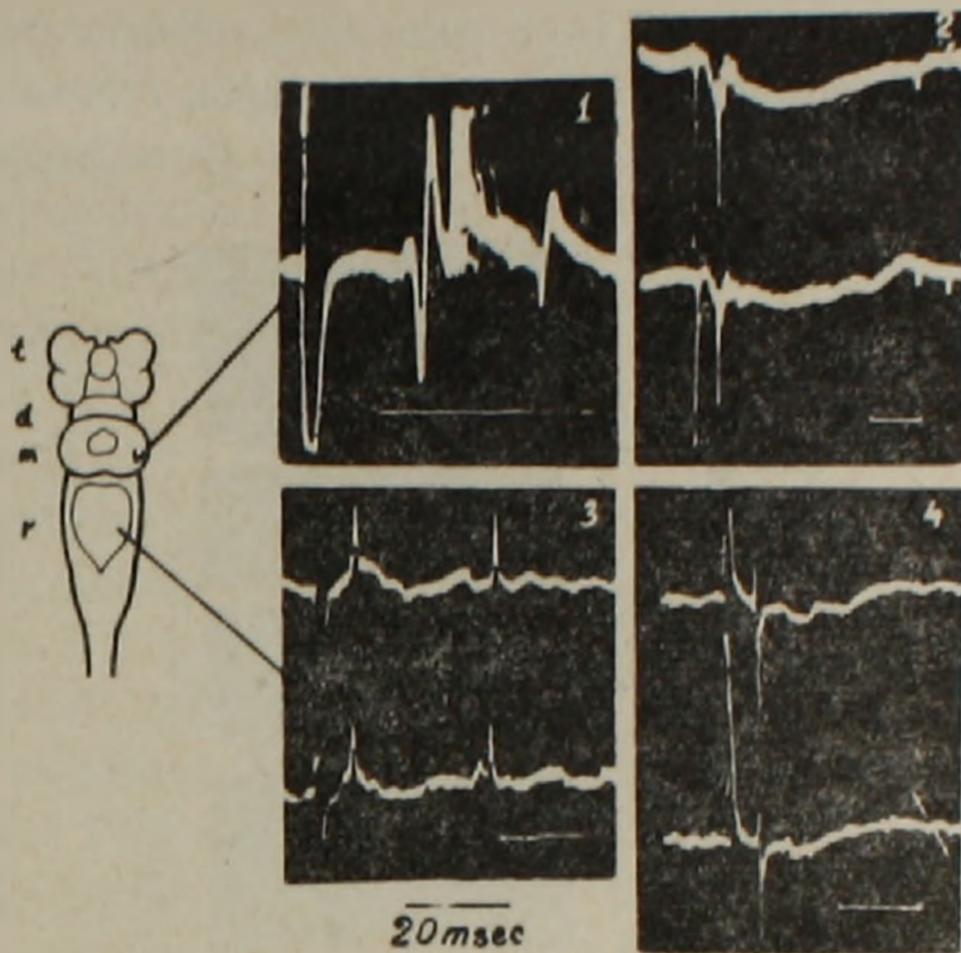


Рис. 3. Антидромный ответ мюллеровских волокон в продолговатом и в среднем мозгу миноги. Локализация отведения показана на схеме мозга.

бания максимальной амплитуды, можно определенно сказать, что эти спайки являются антидромным ответом нисходящих Мюллеровских и Маутнеровских волокон.

Кроме продолговатого мозга, вызванные потенциалы на раздражение спинного мозга у миног регистрировались по всему среднему мозгу (рис. 1—2). Форма вызванных ответов в среднем мозгу почти не отличалась от продолговатого мозга. Единственным отличием была разница в латентных периодах. В среднем мозгу латентный период вызванного ответа почти во всех областях был на 15—20 мсек больше, чем в продолговатом мозгу, и составлял 50—65 мсек. Длительность ответа составляла 70—100 мсек. Амплитуда ответа на поверхности крыши среднего мозга составляла 300—500 мкв, по мере погружения электрода амплитуда медленного ответа возрастала, достигая до 1000—1200 мкв на глубине 500—800 мкм. При дальнейшем погружении электрода в среднем мозгу миноги перед медленной волной появлялись пиковые потенциалы—ответы нервных волокон (рис. 3). Как было сказано в отношении продолговатого мозга, в среднем мозгу миноги тоже происходит извращение медленного вызванного потенциала (рис. 1—4). Извращение потенциалов происходит на определенной глубине в вентральных отделах, что соответствует верхней границе области эфферентных нейронов (в том числе мюллеровских клеток) покрывки, „*tegumentum motoricum mesencephali*“ [14].

В промежуточном мозгу на раздражение спинного мозга регистрировался негативно-позитивный ответ (рис. 4): латентный период ответа был на 7—10 мсек больше, чем в среднем мозгу, и равнялся 65—75 мсек. Самая большая амплитуда ответа была на глубине 100—200 мкм, что соответствует зоне дорсального таламуса (*pars dorsalis thalami*) [14]. Длительность ответа 180—240 мсек. При постепенном погружении электрода в промежуточном мозгу амплитуда ответа снижалась, при этом позитивная фаза его почти исчезала и за счет этого укорачивалась дли-

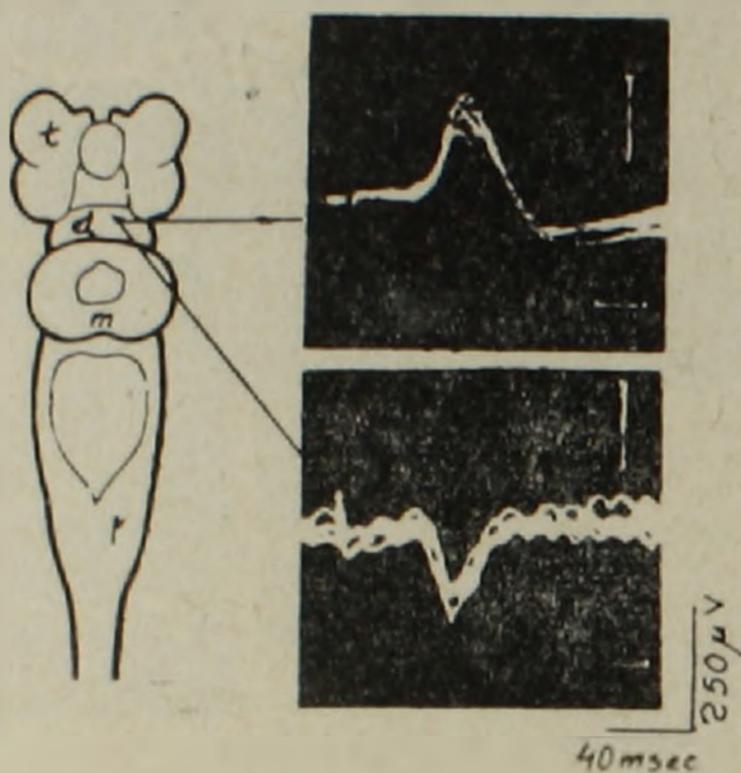


Рис. 4. Вызванные потенциалы в промежуточном мозгу миноги на раздражение спинного мозга. Отведение с поверхности мозга (верхняя кривая) и на глубине максимума извращенной волны (нижняя кривая). Суперпозиция 5 раз. Негативность—вверх. Локализация точки отведения показана на схеме мозга.

тельность. При ритмическом раздражении происходило утомление вызванного ответа, при частотах раздражения 1 раз в 10 сек. В промежуточном мозгу мы не получили спайковых разрядов, аналогичных антидромному ответу среднего и продолговатого мозга. По-видимому, это объясняется тем, что только из более каудальных отделов мозга миноги, из среднего и продолговатого мозга, идут прямые нисходящие волокна, от которых и отводятся антидромные ответы. В промежуточном же мозгу, таким образом, в ответ на раздражение спинного мозга удается зарегистрировать только медленный вызванный потенциал. Может возникнуть вопрос, не являются ли эти ответы промежуточного мозга артефактом, т. е. результатом электротонического распространения потенциала из среднего мозга, тем более, что есть большая вариация латентных периодов в разных опытах. Чтобы избежать таких ошибок, латентные периоды и другие характеристики вызванного ответа в этом случае и в дальнейшем мы сопоставляли только в том случае, если они были получены в одном опыте. При этом была выявлена разница в латентных периодах между вызванными потенциалами в среднем и промежуточном мозгу. Следовательно, ответ в промежуточном мозгу—не артефакт.

Следовательно, в промежуточном мозгу имеется соматическое представительство.

Какие же структуры промежуточного мозга получают соматические афференты? Хотя промежуточный мозг круглоротых еще слабо дифференцирован и очень мало изучен, мы все же можем сказать на основании сравнения морфологических данных и наших препаратов с маркировкой точки максимальной активности, что основной структурой промежуточного мозга миноги, получающей соматические проекции, является *striatum griseum periventricularis* [14].

В последние годы показано, что у амфибий уже имеются неоспоримые—сомато-сенсорные, зрительные и слуховые—проекции в конечном мозгу [4, 5, 7, 8, 10], идущие туда с переключением в дорсальном таламусе [1, 6, 9].

Таким образом, если в промежуточном мозгу миноги нами были обнаружены соматические ответы, то вполне естественно было попытаться выяснить, не являются ли соматические проекционные зоны промежуточного мозга миноги переключательной станцией на пути в конечный мозг или соматические проекции миноги не поднимаются роstralнее промежуточного мозга.

Вызванный ответ был зарегистрирован в медно-дорсальных отделах конечного мозга, в области примордиального гиппокампа (рис. 5). Действительно, в последних морфологических работах [14, 18] в конеч-

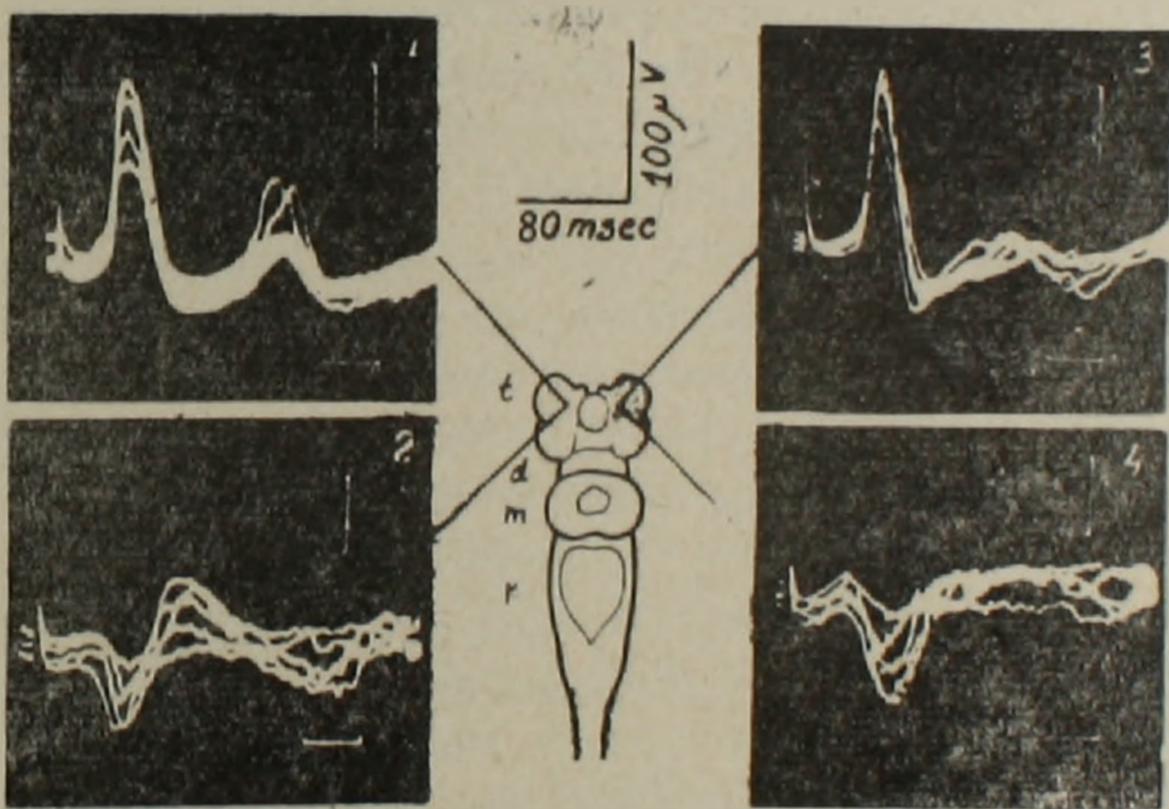


Рис. 5. Вызванные потенциалы в конечном мозгу миноги при раздражении спинного мозга. 1, 3—регистрация с поверхности мозга; 2, 4—на глубине максимума извращенной волны. Суперпозиция 5 раз. Негативное отклонение вверх. Локализация отведения показана на схеме мозга.

ном мозгу миноги уже была выделена узкая полоска мозговой структуры, обозначенная как *primordium hurosatri* и гомологизируемая с примордиальным гиппокампом рыб и амфибий. На поверхности конечного мозга ответ негативный и имеет максимальную амплитуду на глубине 200—300 мкм (рис. 5—2, 4). Но по мере погружения электрода, ам-

плитуда вызванного ответа падает и на глубине 400 мкм происходит извращение ответа. Ответ становится позитивным. При дальнейшем погружении он быстро исчезает. Важно отметить, что извращение ответа происходит не только при перемещении электрода сверху вниз, но и при отведении от латеральных участков конечного мозга, т. е. при перемещении отводящего электрода на 0,5 мм латеральнее наружной границы примордиального гиппокампа. Это свидетельствует о сложной форме электрического поля, генерируемого клетками примордиального гиппокампа, что может быть связано с ориентацией нейронов гиппокампа в дорсо-вентральном и в медно-латеральном направлениях. Латентный период ответа равняется 80—85 мсек. Вызванный потенциал с таким большим латентным периодом нам не удалось зарегистрировать ни в одной структуре мозга миноги. Длительность первого компонента равнялась 95—100 мсек, а амплитуда 160—340 мкв. На медленной скорости развертки луча осциллографа выявлялся второй, поздний компонент ответа, латентный период которого составлял 240 мсек, длительность—95—100 мсек. Амплитуда второго компонента вызванного ответа была вдвое меньше, чем первого, и составляла 50—110 мкв. Общая длительность ответа составляла около 340 мсек. По сравнению с первым компонентом, второй выявлялся не в каждом опыте. Он легко утомлялся даже при частотах стимуляции 1 раз в 10 сек.

В части опытов Д-тубокурарин комбинировался с хлоралозой, при этом во всех отделах мозга миноги вызванный потенциал выявлялся значительно легче, ответ был многокомпонентным, и увеличивалась амплитуда ответа. В первую очередь происходило облегчение вторичных компонентов вызванных потенциалов.

Итак, опыты с регистрацией вызванных потенциалов у миноги при раздражении спинного мозга свидетельствуют о том, что соматическое представительство у этих животных имеется в продолговатом, среднем, промежуточном и конечном мозгу. В продолговатом мозгу соматические проекции сосредоточены в сомато-сенсорных столбах и в ретикулярном слое клеток, в среднем в крыше среднего мозга и *striatum ibrosum et griseum*, в промежуточном — *striatum griseum periventricularis* и в конечном мозгу — в примордиальном гиппокампе.

Нам не удалось получить на этот счет исчерпывающих данных, но, вероятно, в конечный мозг соматические проекции идут с переключением в промежуточном мозгу.

Институт эволюционной физиологии и биохимии
им. И. М. Сеченова АН СССР, Ленинград,
Институт физиологии им. Л. А. Орбели
АН АрмССР, Ереван

Ա. Ի. ՔԱՐԱՄՅԱՆ, Ա. Լ. ԱՂԱՅԱՆ, Ն. Պ. ՎԵՍԵԼԿԻՆ

ՀՐԱՀՐՎԱԾ ՊՈՏԵՆՑԻԱԼՆԵՐԸ ՔԱՐԱԼԵԶԻ (LAMPETRA FLUVIATILIS)
ԳԼԵՈՒԴԵՂԻ ՏԱՐԲԵՐ ՄԱՍԵՐՈՒՄ ՈՂՆՈՒԴԵՂԻ ՄԵԶՔԱՅԻՆ ՄԱԿԵՐԵՍԻ
ԳՐԳՈՄԱՆ ԺԱՄԱՆԱԿ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Մեր նպատակն է եղել պարզել մարմնական զգացողական ներկայացուցչության առկայությունը քարալեզի ուղեղի կենտրոնական հատվածներում: Դրա համար կիրառվել է հրահրված պոտենցիալների գրանցման մեթոդը, ողնուղեղի մեջբային մակերեսի էլեկտրական զոզոման ժամանակ: Փորձերի միջոցով ապացուցվել է, որ մարմնական զգացողական ներկայացուցչություն գոյություն ունի քարալեզի երկարավուն, միջին, միջանկյալ և առաջնային ուղեղներում: Ստացված տվյալները կարևոր են էվոլյուցիոն տեսակետից, քանի որ մինչ այս գտնում էին, որ առաջնային ուղեղը առբերիչ բազմամոդալ մուտք ստանում է սկսած երկկենցաղ կենդանիներից:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агаян А. Л. Журн. эвол. биохим. и физиол., 6, 583, 1970.
2. Батуева И. В., Шаповалов А. И. Журн. эвол. биохим. и физиол., 4, 498, 1968.
3. Батуева И. В., Белозерова Т. М. Журн. эвол. биохим. и физиол., 6, 437, 1970.
4. Бианки В. Л., Душабаев З. Р. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3, 1, 88, 1964.
5. Болдырева Г. Н., Гриндель О. М. Физиол. журн. СССР, 45, 9, 1037, 1959.
6. Веселкин Н. П. Автореф. дисс., Л., 1965.
7. Воронин Л. Л., Гусельников В. И. Журн. в. н. д., 9, 3, 398, 1959.
8. Загорюлько Т. М. Физиол. журн. СССР, 43, 12, 1156, 1957.
9. Карамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л., 1970.
10. Сунин А. Я., Гусельников В. И. Физиол. журн. СССР, 50, 4, 426, 1964.
11. Adrian E. D., Moruzzi G. J. Phystol. (London), 97, 153, 1939.
12. Baltitude K. H. Quart. J. microscop. sci., 99, 1, 61, 1958.
13. Erlinger J., Gasser H. S. Univ. Pennsylvania Press, 1937.
14. Heler P. Acta Anat., Suppl., 8, 1, 1948.
15. Kappers A. C. U., Huber G. C., Crosby E. C. Hafner Publishing Company, New York, 1960.
16. Lorento de No R. Journ. Cell Comp. Phystol., 29, 207, 1947.
17. Rovalnen C. M. J. Neurophystol, 30, 1000, 1967.
18. Schober W. J. Hirnforsch., 7, 2, 1964.