

УДК 612.826+612.89

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЕКЦИЙ ЯДРА СОЛИТАРНОГО ТРАКТА В ГИПОТАЛАМУСЕ

О. Г. БАКЛАВАДЖЯН, Ф. А. АДАМЯН, С. Г. САРКИСЯН, Э. А. АВETИСЯН

Методом биполярной регистрации ВП изучались проекции ядра солитарного тракта в задний, передний, вентромедиальный, латеральный и преоптический отделы гипоталамуса кошки. Установлено, что каудальная висцероцептивная область ядра солитарного тракта широко проецируется в структуры гипоталамуса. Во всех вышеуказанных структурах выявлены три основных типа ВП, различающихся по латентному периоду: коротколатентные ($3,91 \pm 0,35$ мс), ВП со средним скрытым периодом ($9,76 \pm 0,36$ мс) и длиннолатентные ($20,07 \pm 1,47$ мс). Предполагается, что восходящая импульсация из ядра солитарного тракта поступает в гипоталамус по моно-, олиго- и полисинаптическим путям

Ключевые слова: ядро солитарного тракта, гипоталамус, блуждающий нерв, вызванный потенциал.

Известно, что ядра солитарного тракта (ЯСТ) являются первым и основным переключающим звеном афферентной сигнализации, поступающей по блуждающим нервам с периферии в центральную нервную систему. Об этом свидетельствует большое количество анатомических и электрофизиологических исследований [3, 12, 19, 21, 23, 24, 28].

Однако вопрос о топографической локализации различных внутренних органов в ЯСТ до последнего времени не был окончательно выяснен. Только благодаря применению пероксидазной методики прослежен путь различных групп афферентных волокон блуждающего нерва в центральную нервную систему. Выявлена топическая организация проекций ряда грудных и брюшных органов в различные подъядерные образования ЯСТ. Установлено, что вагусные висцеральные афференты в большинстве своем оканчиваются в каудальной области ЯСТ [17, 18].

Имеется большое количество нейроанатомических и гистохимических данных о восходящих проекциях ЯСТ [2, 10, 11, 13, 15, 22, 23]. Однако в этих исследованиях не обнаружено прямых связей между ЯСТ и гипоталамусом. Только с помощью методов ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрена и ауторадиографии выявлены прямые восходящие проекции из каудальной висцероцептивной области ЯСТ в гипоталамус. Электрофизиологических исследований, подтверждающих наличие прямых связей ЯСТ с гипоталамусом, нет. Имеются лишь отрывочные данные об изменении клеточной активности гипоталамических единиц при раздражении ЯСТ [14, 20]. Целью настоящей работы было изучение восходящих проекций ЯСТ методом биполярной регистрации вызванных потенциалов (ВП) из тех гипоталамических структур, в которые, как нами ранее было показано, поступает сенсорная вагусная информация [3, 6].

Материал и методика. Эксперименты поставлены на кошках массой 2,5—3 кг, анестезированных хлоралозой (55 мг/кг внутривенно) и обездвиженных дитилином. После трахеотомии и вскрытия вагосимпатического ствола блуждающий нерв брали на лигатуру и помещали в вазелиновую ванночку. Для измерения кровяного давления канюлировалась бедренная артерия, по ходу эксперимента контролем функционального состояния служило артериальное давление, которое поддерживалось на уровне 80—110 мм рт. ст. Животные обездвиживались, переводились на искусственное дыхание и фиксировались в стереотаксическом аппарате. Для попадания в ЯСТ удалялся мозжечок и обнажалось дно IV желудочка, которое заливалось теплым (40°) вазелиновым маслом. Для попадания в гипоталамус билатерально удалялась теменная кость на расстоянии 4 мм от сагитального шва и 8 мм в ростокаудальном направлении. Блуждающий нерв раздражался серебряными электродами с межэлектродным расстоянием 3 мм. Стимуляция нерва проводилась пачкой (3 имп. с частотой 500 гц) прямоугольных импульсов длительностью 0,5 мс, амплитудой 15—30 в. Для отведения ВП и раздражения ЯСТ применялись константановые биполярные электроды с диаметром кончика 50 мк и межэлектродным расстоянием 0,5 мм. В ЯСТ электроды вводились по координатам атласа Грантгяна [8], в гипоталамус—по координатам атласа Джаспера и Аймон-Марсана [16]. Стимуляция ЯСТ проводилась одиночными прямоугольными импульсами длительностью 0,5 мс, амплитудой 15—30 в и частотой 1 гц. Усиление биопотенциалов осуществлялось посредством усилителя переменного тока типа УБП 1—02 с полосой пропускания 1—10000 гц. Кадровая запись биопотенциалов при суперпозиции из 5 пробегов луча производилась с трубки двухлучевого осциллографа типа С 1-18 посредством фоторегистратора ФОР-1. Статистическая обработка результатов проведена по методу Ойвина [9].

Результаты и обсуждение. На начальном этапе наших исследований идентифицировалась область стимуляции ЯСТ, т. е. определялся фокус максимальной активности (ФМА) ВП, возникающих в ответ на стимуляцию центрального конца шейного отдела блуждающего нерва. Для определения ФМА производилось сканирование разных фронтальных и латеральных плоскостей ЯСТ.

На рис. 1 приведена карта ВП, зарегистрированных на различных уровнях каудальной области ЯСТ. Подобный анализ скрытых периодов ВП показал, что латентный период этих ответов колеблется в пределах 2—10 мс, однако наиболее коротколатентные ответы регистрируются в области ЯСТ, расположенной на 1—2 мм ростральнее и на 1—1,5 мм латеральнее обекс, что соответствует локализации медиального подъядерного образования ЯСТ. Латентный период ВП в этих точках составляет 2 мс, в этих же структурах выявлены ответы максимальной амплитуды (250—300 мкв). По мере удаления электрода от ФМА наблюдается удлинение скрытого периода и уменьшение амплитуды ВП (рис. 1 F 2,5—3; L 2,5—3). В ходе дальнейшего экспериментального исследования ВП гипоталамуса производилась стимуляция вышеуказанной области ЯСТ, а отводящий электрод использовался как раздражающий.

Исследование проекций ЯСТ проводилось нами в тех структурах гипоталамуса, в которых регистрировались стабильные ВП, возникающие в ответ на раздражение центрального конца шейного отдела блуждающего нерва. Эти точки во всех областях обычно соответствовали вертикальным плоскостям—3, 4 по атласу Джаспера и Аймон-Марсана [16]. В задней, вентромедиальной, латеральной, передней и преоптической областях гипоталамуса при раздражении блуждающего нерва регистрировались ВП в основном положительно-отрицательной конфигурации,

не флюктуирующие при многократном повторении. Изучение проекций ЯСТ проводилось именно на координатах V—3, 4 вышеуказанных областей гипоталамуса. Во всех исследуемых структурах гипоталамуса при одиночной стимуляции ЯСТ возникают ВП, скрытый период которых колеблется в широких пределах. Подробный анализ скрытых пери-

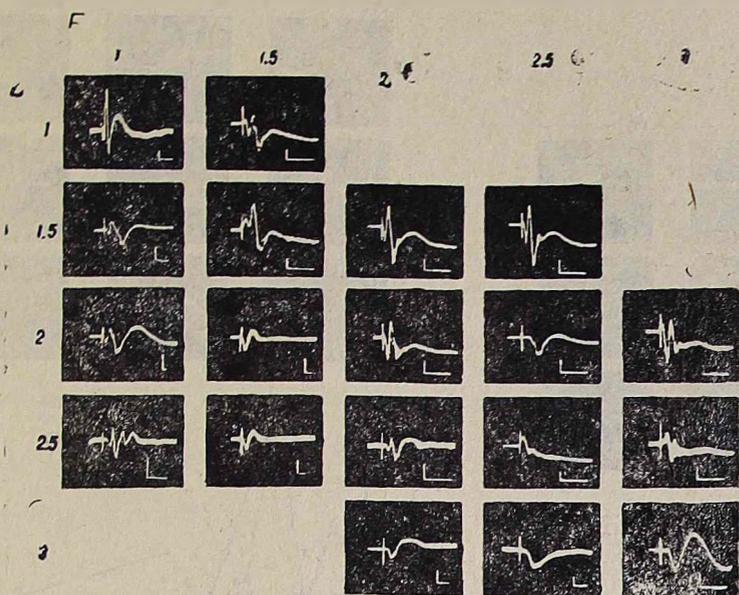


Рис. 1. ВП ЯСТ при раздражении шейного отдела блуждающего нерва. Калибровка: 50 мкв, 20 мс. F—по горизонтали фронтальная плоскость от обекс; L—по вертикали латеральная плоскость от обекс.

одов ВП показал, что по латентным периодам эти ответы могут быть подразделены на три основные группы: коротколатентные ВП (2—6 мс), ВП со средним скрытым периодом (8—12 мс) и длиннолатентные (12 мс и выше).

На рис. 2 приведены ВП задней и передней областей гипоталамуса. На осциллограммах 1 представлены коротколатентные ответы—скрытый период ВП заднего гипоталамуса составляет 5 мс, переднего гипоталамуса—3 мс. На осциллограммах 2 представлены ВП со средним скрытым периодом, составляющим 8 и 10 мс соответственно. К третьей группе нами отнесены длиннолатентные ВП, которые представлены на осциллограммах 3 рис. 2. Латентные периоды этих ВП составляют 20 и 30 мс для заднего и переднего гипоталамуса соответственно. На рисунке дано также графическое изображение соотношения скрытых периодов и количества ВП, зарегистрированных в вышеуказанных областях. Из графика видно, что наибольшее количество ВП в обеих структурах гипоталамуса возникает с латентным периодом 8—10 мс.

Исследование ВП вентромедиальной, латеральной и преоптической областей гипоталамуса показало, что и в этих структурах регистрируются три типа ВП (рис. 3, 1, 2, 3). На осциллограммах 1 скрытые периоды ВП вентромедиального, латерального и преоптического отделов ги-

поталамуса составляют 3,3 и 4 мс соответственно. На осциллограммах 2 скрытый период ВП всех образований составляет 10 мс. Длиннолатентные ВП представлены на осциллограммах 3 данного рисунка. Скрытые периоды их составляют 30, 20 и 30 мс соответственно. График рис. 3

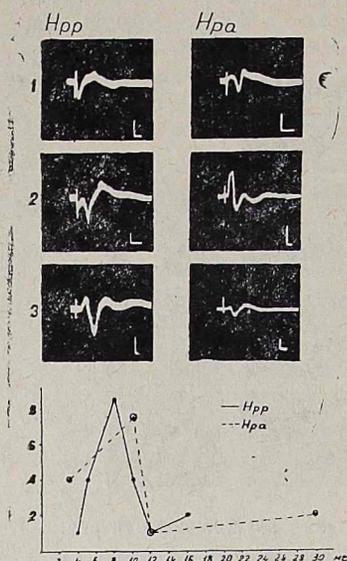


Рис. 2.

Рис. 2. ВП задней Hpp и передней Hpa областей гипоталамуса при раздражении ЯСТ. Калибровка: 50 мкв, 20 мс. Внизу графическое изображение скрытых периодов ВП. По оси абсцисс—скрытые периоды в мс, по оси ординат—количество ВП.

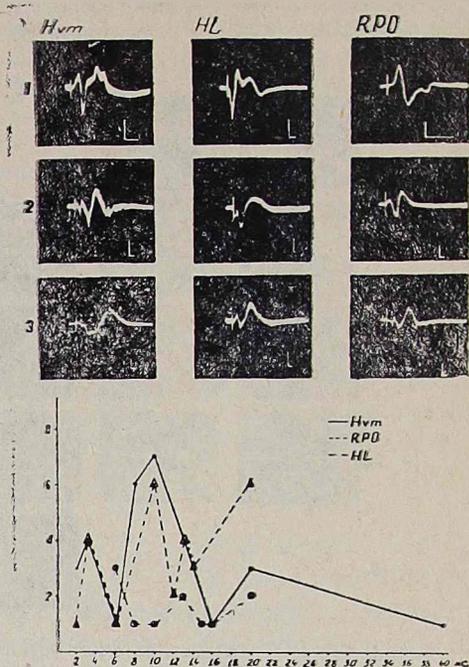


Рис. 3.

Рис. 3. ВП вентромедиальной Hvm, латеральной HL и преоптической RPO областей гипоталамуса при раздражении ЯСТ. Остальные обозначения, как на рис. 2.

отображает соотношение скрытых периодов и количества ВП исследуемых структур.

На основании статистического анализа скрытых периодов и амплитуд ВП составлена сводная таблица, в которой представлены усредненные значения скрытых периодов всех трех групп ВП и усредненные значения амплитуд ВП, зарегистрированных нами во всех исследуемых структурах (табл.). Видно, что, хотя амплитуды ВП варьируют в широких пределах, амплитуда основной массы ответов невысокая, что, вероятно, связано с низким градиентом разности потенциалов при межполюсном расстоянии 0,5 мм в условиях биполярного отведения.

Во всех структурах гипоталамуса ВП возникают при одиночном раздражении ЯСТ и обладают малой утомляемостью, поскольку раздражение частотой 1 гц не меняет их параметров. На осциллограммах

рис. 2 и 3 представлены кадровые записи ВП при суперпозиции из 5 пробегов луча в условиях раздражения ЯСТ частотой 1 гц. Видно, что ответы стабильные. Анализ утомляемости ВП при более высоких частотах стимуляции не проводился, поскольку известно, что частотное раздражение ЯСТ вызывает снижение кровяного давления, что может привести к ухудшению функционального состояния животного.

Таблица

Основные характеристики ВП гипоталамуса ($M \pm m$)
при раздражении ядра солитарного тракта

Область гипоталамуса	Скрытые периоды ВП, мс			Амплитуда ВП, мкВ
	I гр.	II гр.	III гр.	
Задняя	4,8 \pm 0,13 (4—5)	8,8 \pm 0,24 (8—12)	15,5 \pm 0,17 (15—16)	82,0 \pm 6,2 (50—200)
Передняя	2,75 \pm 0,17 (2—3)	10,25 \pm 0,17 (10—12)	27,5 \pm 1,78 (25—30)	78,9 \pm 7,8 (50—175)
Вентромедиальная	3,4 \pm 0,31 (2—6)	9,0 \pm 0,19 (8—10)	23,2 \pm 3,02 (16—40)	115,5 \pm 6,1 (50—200)
Латеральная	5,6 \pm 0,33 (5—6)	11,0 \pm 0,86 (8—13)	17,7 \pm 0,92 (15—20)	87,3 \pm 6,5 (50—150)
Преоптическая	3,3 \pm 0,45 (2—6)	11,3 \pm 0,29 (10—13)	18,0 \pm 0,64 (14—20)	83,7 \pm 5,9 (50—230)

Примечание: в таблице приводятся средние значения измеряемых величин и ошибка среднего ($M \pm m$). В скобках — пределы измеряемых значений.

Изучение свойств и распределения ВП гипоталамуса методом bipolarной регистрации, проведенное нами в настоящем исследовании, показало, что каудальная висцероцептивная область ЯСТ широко проецируется в структуры гипоталамуса, так как во всех исследуемых областях нами зарегистрированы ВП, скрытые периоды которых варьируют в широких пределах, от $3,91 \pm 0,35$ до $20,07 + 1,47$ мс. Диффузная проекция ЯСТ в гипоталамус обнаружена также Каларезу и Цириело [14] при изучении реакции нейронов различных гипоталамических структур в ответ на раздражение ЯСТ. По данным этих авторов, скрытые периоды разрядов нейронов колеблются в пределах $5,2 + 1,3 - 19,3 \pm 3,4$ мс. Однако они не получали коротколатентных реакций от нейронов заднего и латерального гипоталамуса, т. е. от тех образований, из которых в наших экспериментах отводились коротколатентные ВП. Исходя из своих данных, авторы приходят к выводу, что в переднюю, паравентрикулярную и дорсальную гипоталамические области импульсы приходят по моносинаптическим, а в остальные области по полисинаптическим путям. Канан и Коизуми [20], исследуя влияние раздражения ЯСТ на нейросекреторные клетки супраоптического ядра, показали два типа возбудительных реакций этих нейронов — коротколатентные и длиннолатентные. Авторы пришли к выводу, что импульсация от ЯСТ достигает в супраоптическое ядро по двум восходящим путям — быстрому и медленному. В наших исследованиях выявлены три типа вызванных ответов, возникающих в структурах гипоталамуса при

раздражении ЯСТ. Коротколатентные ответы указывают на то, что, вероятно, существует прямой путь для осуществления передачи висцеро-цептивной информации, приходящей в ЯСТ по блуждающим нервам. На существование прямых связей между ЯСТ и гипоталамусом указывают также данные ряда морфологических исследований [7, 25, 27]. Наличие ВП со средним и длинным скрытым периодом, вероятно, свидетельствует о том, что кроме прямых путей существуют и пути, прерываемые одним или несколькими синапсами. По данным наших экспериментов, восходящая афферентная импульсация из ЯСТ в гипоталамус чаще всего осуществляется по олиго- и полисинаптическим путям. Анализ временных характеристик ВП, зарегистрированных нами из различных областей гипоталамуса, показал, что наибольшее количество исследованных ВП имеет скрытый период 8—12 мс.

Значительное количество морфологических исследований, посвященных изучению связей ЯСТ, показало существование солитарно-мезэнцефалических связей, посредством которых осуществляется передача информации из ЯСТ в гипоталамус [2, 10, 11, 13, 15, 22, 23]. Наличие такого комплекса связей, вероятно, объясняется тем, что гипоталамус, являясь высшим интегративным центром, по множественным каналам получает информацию о деятельности различных систем органов (пищеварительной, дыхательной, сердечно-сосудистой), участвует в контроле всех вегетативных и соматомоторных функций организма и обеспечивает своевременную регуляцию эффекторных механизмов эндокринных функций и других аспектов деятельности организма.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели,
АН Армянской ССР

Поступило 19.11 1982 г.

ՍՈՒՒՏԱՐ ՏՐԱԿՏԻ ԿՈՐԻՉԻ ՊՐՈՅԵԿՅԻՍՆԵՐԻ ԷԼԵԿՏՐԱՖԻԶԻՈԳՐԱԿՍՆ ՌԻՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ ՀԻՊՈԹԱԼԱՄՈՒՍՈՒՄ

Հ. Գ. ԲԱՎԼԱՎԱԶՅԱՆ, Յ. Ա. ԱԴԱՄՅԱՆ, Ս. Գ. ՄԱՐԳՍՅԱՆ, Է. Ա. ԱՎԵՏԻՍՅԱՆ

Կատուների մոտ, ըլորալոգային նարկոզի պայմաններում, հրահրված պոտենցիալների գրանցման մեթոդով ուսումնասիրվել են սուլիտար տրակտի կորիզի պոռյեկցիաները հիպոթալամոսի հետին, առաջնային, վենտրոմեդիալ, լատերալ և պրեօպտիկ շրջաններում:

Պարզվել է, որ սուլիտար տրակտի կորիզի հետին վիսցերոցեպտիվ մասը լայնորեն ներկայացված է հիպոթալամոսի վերոհիշյալ շրջաններում: Հրահրված պոտենցիալների գաղտնի շրջանների մանրազնին անալիզը ցույց է տալիս, որ ուսումնասիրվող բոլոր կառուցվածքներից ստացված պատասխանները, ըստ գաղտնի շրջանների, կարելի է բաժանել 3 խմբի՝ կարճ (2—6 մվ), միջին (8—12 մվ), և երկար (14 մվ և ավելի) տևողությամբ: Ելնելով հրահրված պոտենցիալների գաղտնի շրջանների այսպիսի բաղադրանակայինից, կարելի է ենթադրել, որ սուլիտար տրակտի կորիզից իմպուլսները հիպոթալամոս են հասնում փնչպես միասինապտիկ, այնպես էլ բազմապիսինապտիկ ուղիներով:

ELECTROPHYSIOLOGICAL STUDY OF HYPOTHALAMIC PROJECTIONS OF THE NUCLEUS TRACTUS SOLITARIII

O. G. BAKLAVADJIAN, F. A. ADAMIAN, S. H. SARKISIAN, E. A. AVETISIAN

Evoked potentials have been recorded by bipolar electrodes in posterior, ventromedial, lateral, anterior and preoptic regions of the hypothalamus to stimulation of the nucleus tractus solitarii (NTS) in cats anaesthetized with chloralose. Three types of evoked potentials are revealed to stimulation of caudal visceroreceptive region of NTS: short latency (2—6 ms); middle latency (8—12 ms) and long latency (14—30 ms) responses. It is supposed that impulses from NTS ascend to hypothalamus by mono-, oligo- and polysynaptic pathways.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Адамян Ф. А., Аветисян Э. А., Саркисян С. Г. Сб. Центральные и периферические механизмы вегетативной нервной системы, 8—11, Ереван, 1980.
2. Альтова Л. С. Автореф. канд. дисс., М., 1971.
3. Баклаваджян О. Г., Адамян Ф. А., Аствацатрян Э. Г., Аветисян Э. А., Баласанян А. А., Багдасарян К. Г. Тез. Всесоюз. симп. по структурно-функциональной организации вегетативных ганглиев, 10—13, Минск, 1973.
4. Баклаваджян О. Г., Адамян Ф. А., Аветисян Э. А. *Нейрофизиология*, 5, 3, 253—260, 1973.
5. Баклаваджян О. Г., Адамян Ф. А., Аветисян Э. А. *Физиол. журн. СССР*, 63, 1, 37—45, 1977.
6. Баклаваджян О. Г., Адамян Ф. А., Саркисян С. Г., Аветисян Э. А. *Нейрофизиология*, 68, 3, 319—330, 1982.
7. Васильева Н. З. *Нейрофизиология*, 13, 1, 14—23, 1981.
8. Грантынь А. А. В кн. Актуальные проблемы фармакологии ретикулярной формации и синаптической передачи. Л., 1963.
9. Ойвин И. А. В кн. Патологическая физиология и экспериментальная терапия. 76—85, 1960.
10. Первушин В. Ю. *Архив анатом., гист. и эмбриологии*, 38, 5, 21—26, 1960.
11. Andersson F. D., Berry C. M. *J. Comp. Neurol.*, 106, 163—181, 1956.
12. Beckstead R. M. a Norgren R. *J. Comp. Neurol.*, 184, 455—472, 1979.
13. Brodal A., Szabo T. a. Torvik. *J. Comp. Neurol.*, 106, 527—550, 1956.
14. Calaresu R. a. Ciriello J. *Amer. J. Physiol.*, 239, 130—136, 1980.
15. Cottle M. K. a. Calaresu F. K. *J. Comp. Neurol.*, 161, 143—152, 1975.
16. Jasper H. a. Ajmone-Marsan C. The National Research Council, Canada, 1954.
17. Kalia M. a. Mesulam M. M. *J. Comp. Neurol.*, 193, 2, 435—465, 1980.
18. Kalia M. a. Mesulam M. M. *J. Comp. Neurol.*, 193, 465—508, 1980.
19. Kalia M. a. Welles R. V. *Brain Res.*, 188, 23—32, 1980.
20. Kanan H., Koizumi K. *Brain Res.*, 213, 17—28, 1981.
21. Katz D. M. a. Karten H. L. *Brain Res.*, 171, 187—195, 1980.
22. Morest D. K. *J. Comp. Neurol.*, 130, 277—300, 1967.
23. Norgren R. *Neuroscience*, 3, 207—218, 1978.
24. Porter R. *J. Physiol.*, 168, 717—735, 1963.
25. Ricardo J. A. a. Koh E. T. *Brain Res.*, 153, 1—26, 1978.
26. Rogers R. C., Talbot K., Novin D., Butcher L. L. *Neuroscience Abstr.*, 5, 233, 1979.
27. Sakumoto T., Tayhama M., Satoh K., Kimoto Y., Kinugasa T., Tanizawa O., Kurachi K., Shimizu M. *Brain Res.*, 31, 81—94, 1978.
28. Schwaber J. *Brain Res.*, 147, 79—90, 1979.