

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫЗВАННЫХ РЕАКЦИЙ НЕПРОНОВ ЗАДНЕГО ГИПОТАЛАМУСА ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ ТАЗОВОГО НЕРВА, ЛИМБИЧЕСКОЙ И МОТОРНОЙ КОРЫ**

*К. Г. БАГДАСАРЯН, И. Н. АВЕТИСЯН, Р. В. САРУХАНИЯ*

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН Армения, Ереван

В условиях острого опыта на наркотизированных кошках показано, что кортикофузальные сигналы от лимбической и моторной коры конвергируют к большинству «висцеральных» нейронов гипоталамуса, реагирующих на раздражение тазового нерва. Установлено, что ЛК оказывает более выраженное, чем МК, угнетение тестируемых реакций нейронов на висцеральные стимулы, что свидетельствует о дифференцированном контроле со стороны исследуемых корковых зон над висцеральной афферентацией, восходящей к гипоталамусу.

*Այս փորձի սրտչամանրում անդգայացած կատուների մոտ ցույց է տրված, որ երիզային և շարժողական կեղևներից կեղևախոշո ազդանշանները զուգամիտում են հիպոթալամուսի «րեզերային» բջիջների մեծամասնությանը, որոնք պոտաս-թանում են կոնրային նյարդի զրդումանր:*

*Հաստատված է, որ երիզային կեղևը համեմատաբար ավելի արտահայտված ընկնող ազդեցություն ակեր բջիջների ռեզերային զրդումից առաջացած սենտային պատասխանների վրա քան շարժողական կեղևը, որը վկայում է դեպի հիպոթալամուսը գնացող ռեզերային զգայահոսքի վրա հետազտվող կեղևային շրջանների կողմից կատարվող վերահսկողության տարրերակիչ բնույթի մասին:*

In acute experiments on anesthetized cats a high degree of convergence of corticofugal impulses from limbic and motor regions of cerebral cortex to the "visceral" hypothalamic neurons responding to the pelvic nerve stimulation was revealed. Comparative analysis showed that the limbic cortex evoked more prominent than motor cortex depression of hypothalamic neuronal test-reactions on visceral stimuli. This indicates the existence of differentiated cortical control on the visceral ascending flow to the hypothalamus.

*Нейроны гипоталамуса—моторная кора—лимбическая кора—тазовый нерв.*

Ранее было установлено, что среди различных структур гипоталамуса задний отдел играет ведущую роль как в восприятии сигналов, восходящих по афферентной системе тазового нерва [2, 3], так и в формировании эфферентных гипоталамо-вызванных парасимпатических разрядов тазового нерва [1]. Согласно современным представлениям, наряду со стволовыми и подкорковыми структурами в регуляции висцеральных тазовых рефлексов участвуют также передние отделы коры—МК и ЛК. В ряде исследований установлена связь указанных зон коры с задним гипоталамусом [9, 11, 12, 18]. Однако многие конкретные кортико-гипоталамические механизмы регуляции висцеральных функций остаются еще невыясненными: практически не изучены проблемы корковой регуляции афферентного звена гипоталамо-парасимпатической рефлекторной дуги тазового нерва; не выясне-

Сокращения: МК—моторная кора; ЛК—лимбическая кора.

ны особенности влияния указанных зон коры на активность вызванных раздражением тазового нерва «висцеральных» нейронов гипоталамуса; отсутствуют данные о функциональных взаимоотношениях, а именно о характере конвергенции и взаимодействия на нейронах гипоталамуса кортикофугальных и висцеральных сигналов.

В настоящей работе была предпринята попытка ответить на поставленные выше вопросы.

*Материал и методика.* Опыты выполнены на 25 кошках, наркотизированных смесью хлоралозы и пембутала (соответственно 55 и 5 мгр/кг внутривенно), обездвиженных дитилном и находящихся на искусственном дыхании. МК и ЛК (поля 4 и 24—25) раздражали одиночными прямоугольными импульсами длительностью 0,1—0,5 мс (частоту стимулов и их силу варьировали), при помощи биополярных электродов с диаметром кончиков 60 мкм и межэлектродным расстоянием 1,0 мм. Подробности раздражения тазового нерва, регистрации нейронов гипоталамуса, статистической обработки данных и морфологического контроля локализации электродов описаны ранее [2]. При исследовании реакций нейронов проводили идентификацию «висцерального» нейрона, т. е. определяли его способность реагировать на раздражение тазового нерва, определяли конвергентные свойства нейрона при стимуляции МК и ЛК, исследовали характер кортикофугальной активации (антидромный, моно-, олиго-, полисинаптический) данного нейрона, исследовали динамику восстановления при варьированной одномодальной стимуляции и характер взаимодействия гетеромодальных сигналов в различных сочетаниях.

*Результаты и обсуждение.* Исследовали активность 187 нейронов заднего гипоталамуса. 85% ( $n=159$ ) нейронов отвечали на раздражение тазового нерва. 78% ( $n=124$ ) — на МК и 70% ( $n=110$ ) — на ЛК ( $P>0,05$ ). Были выделены три группы «висцеральных» нейронов с различными конвергентными свойствами: три-, би- и одномодальные (рис. 1). Наиболее часто (58,5%,  $n=93$ ) регистрировались тримодальные нейроны, отвечавшие на раздражение тазового нерва, МК и ЛК. Среди бимодальных (30,2%,  $n=48$ ) преобладали нейроны, реагирующие на раздражение тазового нерва и МК (19,5,  $n=31$ ). Одномодальные «висцеральные» нейроны регистрировались в 11,3% ( $n=18$ ). Большинство три- и бимодальных нейронов (соответственно 93,5%,  $n=87$  и 95,8%,  $n=46$ ) отвечали на разномодальные сигналы одноподirectional реакции (рис. 1, АБ). Разноподirectional ответы (рис. 1 ВГ) наблюдались у 6 тримодальных и 2 бимодальных, отвечавших на раздражение тазового нерва и МК (рис. 1—диаграмма).

Количественные и качественные характеристики нейронных реакций заднего гипоталамуса при раздражении тазового нерва описаны нами ранее [2]. Раздражения МК и ЛК вызвали у 96,3% ( $n=106$ ) и 98,9% ( $n=97$ ) «висцеральных» нейронов реакцию начального возбуждения, у остальных 3,6 и 1,1% нейронов соответственно наблюдалась реакция начального торможения. Скрытые периоды реакций «висцеральных» нейронов гипоталамуса при раздражении МК и ЛК были почти одинаковы ( $12,0\pm 0,3$  и  $11,3\pm 0,3$  мс соответственно), однако гистограммный анализ (рис. 2) показал, что мода латентных периодов при раздражении МК смещена вправо (от 5 до 10 мс), а при раздражении ЛК — влево (до 5 мс).

При стимуляции МК и ЛК соответственно 110 и 97 «висцеральных» нейронов возбуждались ортодромно (рис. 2—гистограммы). Антидромные ответы наблюдались у 14 и 13 нейронов со скрытым периодом  $5,6 \pm 0,7$  (от 1,6 до 11,7) и  $5,8 \pm 0,8$  (от 1,8 до 13) мс при раздражении МК и ЛК соответственно.

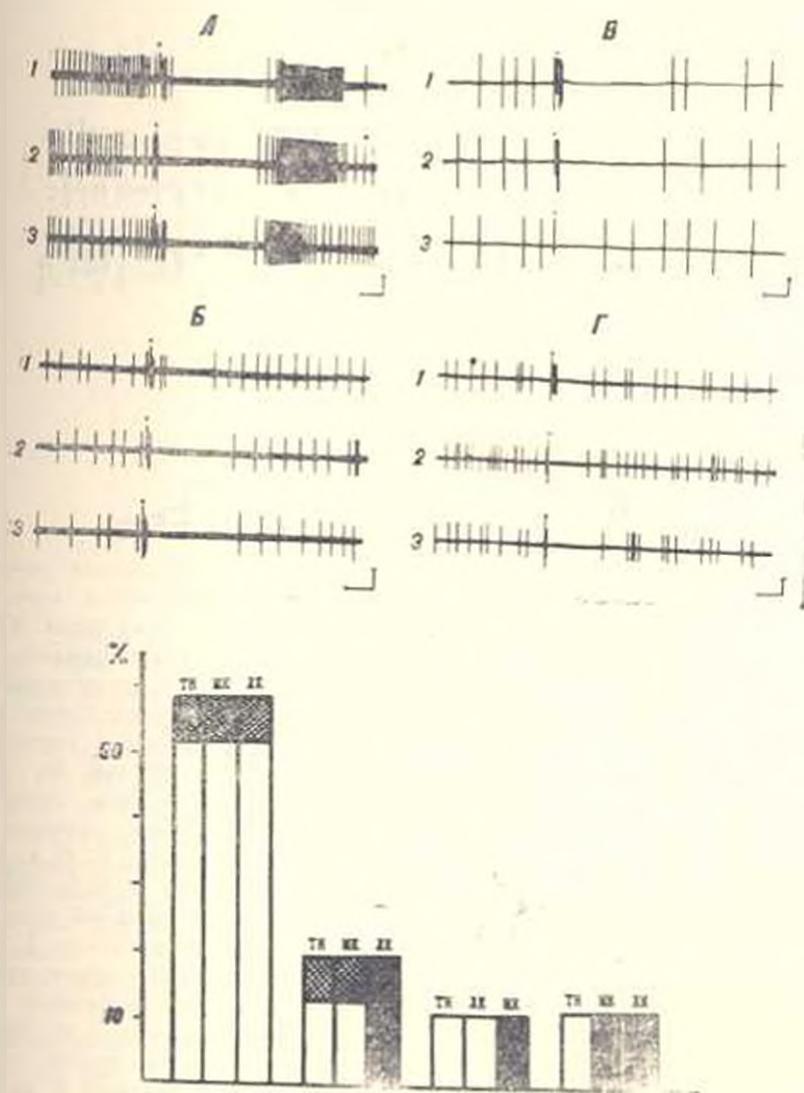


Рис. 1. Типы ответов тримодальных нейронов заднего гипоталамуса. А, Б—однонаправленный, В, Г—разнонаправленный тип ответов четырех нейронов при раздражении тазового нерва (1, моторный (2) и лимбической коры (3). Калибр: 200 мс, 500 мкВ. На диаграмме показаны количество (в %) три-, би- и мононаправленных нейронов, отвечающих однонаправленными (светлые столбцы), разнонаправленными (штрихованные столбцы) реакциями или не реагирующих нейронов (темные столбцы) при одиночных раздражениях тазового нерва, моторной и лимбической коры.

Олиго-, моносинхронические реакции «висцеральных» нейронов (из-за отсутствия четких критериев различия мы предпочли объединить их в одну группу) регистрировались реже, чем антидромные, и

почти в равной степени—7,2 и 5,5%—при стимуляции МК и ЛК со средним латентным периодами  $7,5 \pm 1,1$  и  $8,9 \pm 2,0$  мс. Антидромные и олигосинаптические ответы «висцеральных» нейронов при раздражении МК и ЛК представлены на рис. 2, А—Г.

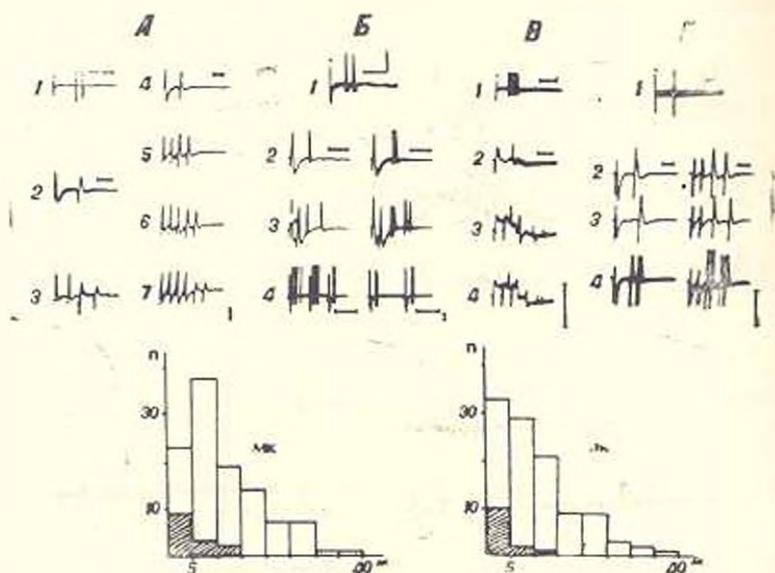


Рис. 2. Антидромные и олигосинаптические ответы «висцеральных» нейронов заднего гипоталамуса при раздражении моторной и лимбической коры. А-Г: 1—ответы четырех молчащих нейронов на раздражение тазового нерва. Калибровка: 30 мс, 300 мкВ. А. 2, 3—пятикратная суперпозиция антидромного ответа нейрона при соответственно одиночном и парном (250 Гц) раздражении моторной коры; 4—7—вертикальная последовательная запись антидромного ответа этого же нейрона при (соответственно) одиночном, парном и ритмическом (250 Гц) раздражении моторной коры. Калибровка: 5 мс, 300 мкВ. Б. 2—олигосинаптический ответ нейрона при раздражении моторной коры (одиночный пробег и суперпозиция трех пробегов); 3—то же при парном раздражении с частотой 400 Гц; 4—при ритмическом раздражении с частотой 33 Гц и 22 Гц (суперпозиция пяти пробегов). Калибровка—5 мс (Б 2, 3), 30 мс (Б 4), 300 мкВ. В. 2—4—антидромные ответы нейрона при раздражении лимбической коры одиночными, парными и ритмическими (300 Гц) стимулами (суперпозиция 3 пробегов). Калибровка: 5 мс, 300 мкВ. Г. 2, 3—олигосинаптические ответы нейрона при одиночной и парной (с частотой 200 Гц) стимуляции лимбической коры; 4—то же при пятикратном наложении пробегов луча. Калибровка: 5 мс, 300 мкВ. На графиках: гистограммы распределения скрытых периодов ответов «висцеральных» нейронов заднего гипоталамуса на раздражение моторной и лимбической коры. По оси ординат—количество (n) нейронов, по оси абсцисс—длительность латентного периода (мс). Светлые столбцы—полнесинаптические ответы, штрихованные столбцы—антидромные ответы клеток.

Известно, что метод парной одимодальной стимуляции позволяет определить рефрактерность нервных путей, проецирующихся к нейрону. Этот метод применялся нами в отношении полисинаптически активируемых нейронов гипоталамуса для сопоставления длительности периодов восстановления тест-ответов нейронов при парном раздражении МК и ЛК и косвенной оценки рефрактерности соответствующих кортико-гипоталамических проекций. Установлено что после ответов нейронов на кондиционирующее раздражение в интервалах 20, 286

50, 100-мс преобладало угнетение тест-реакций независимо от мозальности раздражения (рис. 3—график). Пример угнетающего действия кондиционирующих стимулов представлен на рис. 3, А—В. Следует отметить, что процессы восстановления тест-реакций у данного нейрона при раздражении тазового нерва и ЛК имели незначительную дли-

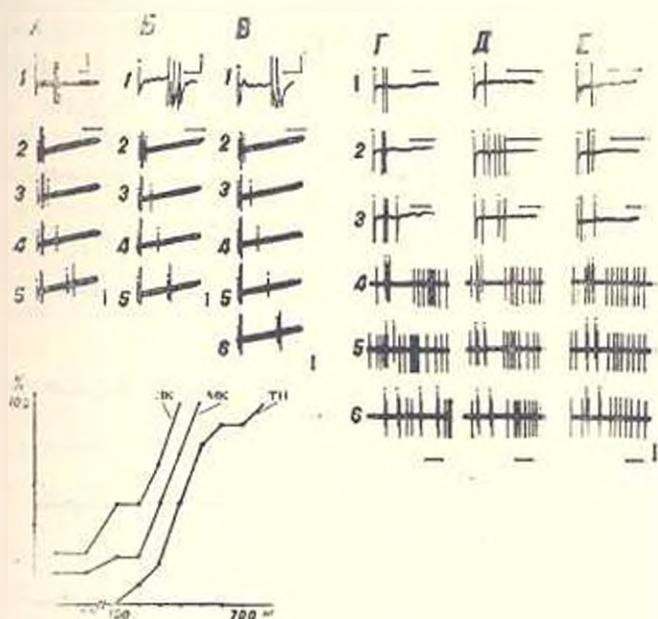


Рис. 3. Реакции нейронов гипоталамуса при парной одномозальной стимуляции тазового нерва, моторной и лимбической коры. А—В: 1—ответы тримодально-го нейрона на одиночные раздражения тазового нерва, моторной и лимбической коры соответственно; 2—5—то же при парной стимуляции тазового нерва, моторной и лимбической коры соответственно с межстимульными интервалами 50 (2); 100 (3); 200 (4); 300 (5) и 400 (В6) мс. Калибровка: 10 мс для 1; 200 мс для 2—6; 100 мкВ. Г—Е: 1—ответы другого нейрона при одиночной стимуляции тазового нерва, моторной и лимбической коры соответственно; 2—6—то же при раздражении тазового нерва, моторной и лимбической коры парными стимулами с интервалами: 20 (2), 50 (3), 100 (4), 200 (5), 300 (6) и 400 (Г6) мс. Калибровка: 250 мкВ, 40 мс для 1—3; 400 мс для 4, 5, 6. На графике—кривые зависимости количества восстановленных до исходной величины тест-реакций (% ось ординат) от величины интервала между стимулами (ось абсцисс).

тельность (сравнить с графиком). Интересно, что у нейрона, представленного на рис. 3, Г, Е, наряду с угнетением тест-реакций в интервалах 20—50 мс (Г, Е—2,3) при парных раздражениях тазового нерва и ЛК, в ответ на двоянную стимуляцию МК в этих же интервалах (Д—2,3) имело место раннее восстановление тест-разряда, а характерная картина угнетения тест-ответов наблюдалась лишь на 100 мс после кондиционирующего раздражения (рис. Д—4), что связано, по-видимому, с развитием фазы длительного позднего торможения. Сравнительный анализ показал, что почти во всех интервалах между парными стимулами вероятность угнетения тест-реакций проявляется в следующей последовательности: тазовый нерв—МК—ЛК (график, рис. 3). Таким образом, наибольшая, до 800 мс, длительность восста-

новления наблюдалась при парном раздражении тазового нерва, а наименьшая, до 400 мс.—ЛК.

Характер и особенности взаимодействия разномодальных сигналов на нейронах заднего гипоталамуса исследовали при раздражении тазового нерва, МК и ЛК околопороговой и надпороговой силой. В первом случае (5 нейронов) взаимодействие исследовалось по следующей схеме: регистрировались реакции нейрона при одиночных раздражениях тазового нерва, МК и ЛК надпороговой силой (рис. 4, А1—3;

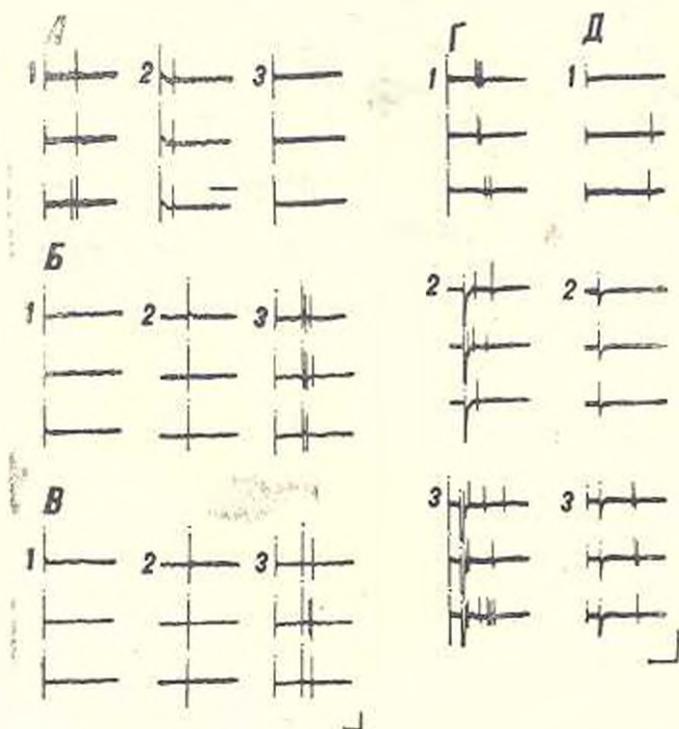


Рис. 4. Взаимодействие разномодальных импульсов на нейронах гипоталамуса при околопороговой стимуляции тазового нерва, моторной и лимбической коры. А: 1, 2—ответы молчащего нейрона при стимуляции тазового нерва и лимбической коры (соответственно) надпороговой силой 3—ответвление от данного нейрона при стимуляции моторной коры максимальной силой (вызванная активность не наблюдается). Б: 1, 2—ответвление от того же нейрона при контрольных подпороговых одиночных раздражениях тазового нерва и лимбической коры соответственно; 3—при сочетании их раздражения подпороговой силой с интервалом 30 мс. В: 1—ответвление от того же нейрона при одиночном раздражении тазового нерва подпороговой силой, 2—при одиночном раздражении моторной коры максимальной силой; 3—ответ нейрона при сочетании данных стимулов (интервал 30 мс). Г: 1, 2—реакции другого нейрона при контрольном надпороговом раздражении тазового нерва и моторной коры (соответственно) и 3—при сочетании данных стимулов с интервалом 10 мс. Д: 1, 2—ответвление от того же нейрона при соответственно пороговом раздражении тазового нерва и подпороговом—моторной коры; 3—при сочетании данных стимулов с интервалом 10 мс. Калибровка: 20 мс, 200 мкВ.

11, 2); далее подбирался оптимальный интервал взаимодействия (требовалось приблизительное совпадение во времени реакций на кондиционирующий и тестирующий стимулы); далее интенсивность стиму-

ло, снижали до подпорогового или порогового уровней (рис. 4, Б—1, 2; Д—1, 2). Взаимодействие, вызванное полпороговыми или пороговыми стимулами, выражалось, как правило, в появлении вызванных разрядов (рис. 4, Б—3, Д—3) даже в том случае, когда кондиционирующий стимул подпороговой силы взаимодействовал с тестирующим стимулом максимальной силы, изолированное применение которого не вызывало реакции нейрона (рис. 4, А—3, В, 1—3).

Взаимодействие разномодальных сигналов надпороговой силы изучалось в четырех сочетаниях: при кондиционирующих раздражениях МК (11 нейронов) или ЛК (10 нейронов) и тестирующих—тазового нерва и, наоборот, при кондиционирующем раздражении тазового нерва и тестирующих раздражениях МК (9 нейронов) или ЛК (9 нейронов). Анализ особенностей взаимодействия при кондиционирующих раздражениях МК или ЛК показал, что независимо от раздражаемой корковой области в интервалах 10—100 мс преобладает преимущественное угнетение «висцеральных» тест-реакций. Иногда (рис. 5, Б, В) торможение «висцерального» тест-ответа имело место во всех исследуемых интервалах, вплоть до 300—400 мс. Противоположные эффекты наблюдались у двух других нейронов, один из которых представлен на рис. 5 Е, Ж. Видно, что кондиционирующее раздражение МК и ЛК не вызывало изменений ответоспособности нейрона на висцеральные тест-стимулы ни при одном межстимульном интервале. Следует отметить, что на рис. 3 и 5 представлены ответы одних и тех же нейронов при тестировании парными одно- и разномодальными стимулами во всех сочетаниях. Сравнительный анализ кривых восстановления «висцеральных» тест-ответов (рис. 5—график) при кондиционирующих раздражениях МК и ЛК показал, что последняя оказывала достоверно более ( $P < 0.05$ ) выраженное тормозящее влияние в интервалах 10—100 мс. При межстимульных интервалах выше 100 мс прослеживалось сходство в динамике восстановления «висцеральных» тест-реакций при кондиционирующих раздражениях МК и ЛК.

При обратном сочетании разномодальных стимулов кондиционирующее раздражение тазового нерва могло вызвать угнетение «корковых» тест-разрядов (рис. 5 Г, Д), которое выражалось либо в частичном (сравнить Г, 1, 2 с А, 2), либо в полном подавлении ответа на тестирующие стимулы (Д, 1, 2). В 2 случаях, один из которых представлен на рис. 5—З, И, кондиционирующее раздражение тазового нерва не вызывало изменений ответоспособности нейронов на корковые стимулы ни при каком межстимульном интервале. Особенности взаимодействия разномодальных импульсов при кондиционирующем раздражении тазового нерва и тестирующем—МК и ЛК показаны на графике рис. 5. Видно, что наиболее выраженное угнетение «лимбических» тест-ответов имело место на 10 и 100 мс после кондиционирующего раздражения тазового нерва. Во всех интервалах угнетение

«моторных» тест-ответов выявлялось в сравнительно большей степени, чем «лимбических», хотя и не превышало 50 процентов.

Полное восстановление ответов нейронов на тест-стимуляцию ЛК и МК наблюдалось к 500 и 600 мс после кондиционирующего раздражения тазового нерва. Обобщая вышесказанное, можно предположить, что корковые кондиционирующие стимулы оказывают выражен-

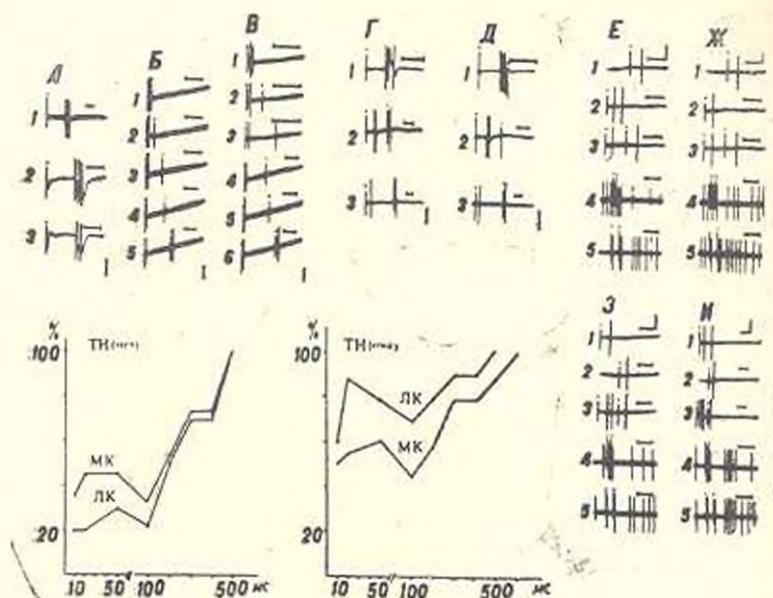


Рис. 5. Варианты взаимодействия на нейронах гипоталамуса разномодальных сигналов, вызванных раздражением тазового нерва, моторной и лимбической коры. А—Д, Е—Н—ответы двух нейронов (соответственно) при взаимодействии разномодальных импульсов; А: 1—3—ответы нейрона при одиночном раздражении тазового нерва, моторной и лимбической коры соответственно; Б, В: реакция нейрона при кондиционирующей стимуляции, соответственно, моторной и лимбической коры и тестирующей—тазового нерва в интервалах (1—5): 50, 100, 200, 300, 400 и 500 (В6) мс; Г: ответы этого же нейрона при кондиционирующем раздражении тазового нерва и тестирующей—моторной коры; Д—при тестирующем раздражении лимбической коры в интервалах (1—3): 50, 100, 200 мс соответственно. Калибровка: 10 мс для А; 200 мс для Б, В; 50 мс для Г, Д; 100 мкВ. Е—Н: ответы второго нейрона при кондиционирующем раздражении моторной коры (Е) или лимбической коры (Ж) и тестирующих—тазового нерва, а также при обратном сочетании стимулов: 3—(конд.)—тазовый нерв (тест)—моторная кора; Н—(тест) лимбическая кора. 1—ответы нейрона на раздражение тазового нерва, 2—на раздражение моторной коры (Е, 3) или лимбической коры (Ж, Н), 3—эффекты взаимодействия кондиционирующих и тестирующих стимулов в интервалах 50 мс; 4—100 мс; 5—200 мс. Калибровка: для 1, 2, 3—40 мс; 4, 5—400 мс; 250 мкВ. На графиках процентное соотношение угнетения (вверх по оси ординат) или облегчения (вниз по оси ординат) реакций нейронов гипоталамуса на тестирующие раздражения в различные интервалы времени (ось абсцисс) после кондиционирующего стимула.

ное угнетающее влияние на реакции нейронов на висцеральные тест-стимулы в течение первых 100 мс. При обратной последовательности стимулов реакции нейронов на корковые тест-стимулы после конди-

ционирующих «висцеральных» разрядов угнетаются в значительно меньшей степени.

Исследование конвергентных свойств «висцеральных» нейронов показало, что нейроны, имеющие кортикофугальные входы от обеих корковых зон, составляют наиболее многочисленную группу. Наряду с полисенсорными нейронами, имеются «висцеральные» нейроны с доминирующим входом от одного из корковых полей (бимодальные нейроны) и мономодальные, не связанные с указанными отделами коры, которые было бы правильно назвать «сомато-висцеральными», поскольку они не являются специализированными «висцеральными» нейронами и, как правило, реагируют на соматические афферентные сигналы [2, 5]. Полученные данные согласуются с результатами ряда исследований, свидетельствующих о наличии в гипоталамусе нейронов с различной конвергентной емкостью [5, 15]. По-видимому, «висцеральные» нейроны с различными конвергентными свойствами имеют определенную специализацию: часть их самостоятельно, без участия коры воспринимает афферентные висцеро-соматические сигналы, на других—осуществляются кортикофугальный контроль и объединение структур переднего мозга, благодаря чему они участвуют в формировании поведенческих реакций.

Одновременно наши данные показывают, что некоторые бимодальные нейроны имеют потенциальные связи с неэффективной корковой зоной, влияние которой выявляется при взаимодействии с дополнительным возбуждением (рис. 4, В). Подобные реакции описаны при исследовании подпороговых синаптических ответов моносенсорных нейронов МК и таламуса на стимулы разной модальности [8-10]. Тестирование дополнительным возбуждением в наших экспериментах дало эффект на двух из четырех исследованных бимодальных нейронах, однако не исключено, что часть других би- и, возможно, мономодальных нейронов также составляет резерв потенциально полисенсорных клеток. Таким образом, висцеральное исследование конвергентных свойств нейронов методом одиночных изолированных раздражений не всегда выявляет действительное соотношение клеток с различной конвергентной емкостью.

Наши данные показали, что МК и ЛК оказывают преимущественно возбуждающее влияние на реакции висцеральных нейронов заднего гипоталамуса. Об этом свидетельствуют как данные о преобладании ранних возбуждающих реакций по сравнению с соответствующими тормозными, так и данные об облегчающем влиянии парных разномодальных стимулов подпороговой величины. Ранее было установлено, что восходящие влияния гипоталамуса на нейроны сенсорной коры также имеют преимущественно возбуждающий характер [4]. Очевидно, «висцеральные» нейроны с афферентными входами от МК и ЛК являются звеньями нервных цепей, по которым ревербируют интегрированные гипоталамо-корковые сигналы.

Длительность и вариабельность скрытых периодов большинства нейронов заднего гипоталамуса связаны с полисинаптической активацией при раздражении МК и ЛК. В нейронные цепи, опосредующие

корковые влияния на гипоталамус, могут включаться различные подкорковые структуры. Однако, как показали наши исследования, небольшая группа «висцеральных» нейронов имеет прямые моно-, олиго- и полисинаптические входы от МК и ЛК. Прямые проекции данных корковых зон с ядрами заднего гипоталамуса описаны в ряде морфологических и электрофизиологических работ [9, 11, 12, 18]. Функциональная идентификация нейронов дает основание считать, что деятельность определенной группы «висцеральных» нейронов контролируется непосредственно с указанных зон коры. Известно также, что кортико-гипоталамические проекции от МК и ЛК являются нисходящим звеном нервных кругов с обратными нисходящими гипоталамическими проекциями [14, 17, 19, 20]. Полученные нами антидромные реакции функционально идентифицированных «висцеральных» нейронов при раздражении МК и ЛК свидетельствуют о возможности прямых влияний со стороны данных нейронов на указанные зоны коры. Благодаря двусторонней связи обеспечивается, очевидно, взаимозависимость «висцеральных» нейронов гипоталамуса с нейронами МК и ЛК в процессах регуляции висцеральных функций. Сравнительный анализ данных, полученных при парной одномодальной стимуляции МК и ЛК, выявил, что ЛК подавляет тест-ответы нейронов гипоталамуса более кратковременно, чем МК, что, по-видимому, связано со сравнительно большей скоростью проведения по лимбико-гипоталамическим путям и (или) с более короткой цепочкой синаптических переключений. Благодаря сравнительно меньшей по длительности рефрактерности лимбико-гипоталамических проекций обеспечивается, по-видимому, более быстрый возврат нейронов гипоталамуса в исходное состояние для восприятия повторного сигнала. Также неравноценна роль кортикофугальных сигналов от указанных зон коры при функциональных взаимоотношениях с висцеральными афферентными посылками. Анализ графиков показал, что ЛК оказывает наиболее выраженное угнетение тест-реакций нейронов гипоталамуса на кондиционирующие висцеральные стимулы. Эти данные противоречат бы предыдущим, если бы кортико-висцеральное взаимодействие осуществлялось только на уровне нейронов гипоталамуса, однако учитывая, что кортико-висцеральное взаимодействие может иметь место на различных прегипоталамических уровнях ЦНС, можно предположить, что ЛК осуществляет более тесный контроль, чем МК, над висцеральной афферентацией. Таким образом, наши данные в некоторой степени подтверждают и дополняют современные представления о том, что ЛК «отличается особыми функциональными свойствами — большой эффективностью и специфичностью своих влияний на многие вегетативные функции» [6].

Нами не обсуждаются механизмы угнетения или облегчения реакций нейронов при одно- и гетеромодальном раздражении, поскольку некачественное отведение не в состоянии дать исчерпывающий ответ на данный вопрос, как и на вопрос о том, является ли конвергенция результатом локального взаимодействия на нейронах гипоталамуса или следствием взаимодействия и интеграции на догипоталамическом

уровне. Эти проблемы рассматриваются в ряде исследований, проведенных на ядрах таламуса [7, 10] и коре [13, 16], однако в отношении гипоталамуса необходимы дальнейшие исследования внутриклеточными методами.

Полученные данные указывают также на то, что роль афферентных потоков центрального и периферического происхождения при их взаимодействии на нейронах гипоталамуса неоднозначна. В то время как при гетеромодальном тестировании надпороговой силой кортикофугальные сигналы блокируют большинство тест-реакций «висцеральных» нейронов, при обратном сочетании стимулов висцеральные сигналы не в состоянии подавить в той же степени «корковые» ответы нейронов. Преобладание несимметричного типа блокирования указывает на ведущую роль коры при взаимодействии с периферическими висцеральными сигналами.

Вышеизложенное позволяет заключить, что МК и ЛК находятся в тесных функциональных взаимоотношениях с нейронами гипоталамуса и осуществляют кортикофугальный контроль над висцеральными афферентными системами гипоталамуса, однако из двух корковых зон ЛК обеспечена сравнительно более эффективными и оперативными механизмами регуляции. Не менее важными являются данные, свидетельствующие о том, что висцеральные афферентные посылки модулируют нисходящий корковый разряд от МК и ЛК. Это обеспечивает в конечном итоге координирующие механизмы кортикофугального контроля над афферентными системами гипоталамуса.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Багдасарян К. Г., Аветисян Н. Н., Баглаваджян О. Г., Сарухян Р. В. Физкол. журн. СССР, 73, 6, 715—723, 1987.
2. Багдасарян К. Г., Баглаваджян О. Г., Аветисян Н. Н. Физкол. журн. СССР, 71, 9, 1049—1057, 1985.
3. Баглаваджян О. Г., Аветисян Н. Н., Багдасарян К. Г., Сарухян Р. В. Физкол. журн. СССР, 71, 1, 65—71, 1985.
4. Баглаваджян О. Г., Мкртчян А. Г., Аветисян Э. Г. Нейрофизиология, 14, 3, 298—306, 1982.
5. Баглаваджян О. Г., Багдасарян К. Г. Нейрофизиология, 8, 2, 276—282, 1976.
6. Беллер Н. И. Висцеральное поле лимбической коры. 160. Л., 1978.
7. Волошкин М. Я., Проксимова В. Ф. Нейрофизиология, 10, 5, 460—463, 1978.
8. Воронин Л. Л., Таненгольц Л. И. Организация межнейронных связей. 11—26. М., 1967.
9. Замирский И. А. Лимбическая область большого мозга. 280. М., 1972.
10. Катаков В. И., Кашенков Л. М. Нейрофизиология, 10, 5, 478—485, 1978.
11. Кашенков В. И., Крицков Н. Я. Нейрофизиология, 10, 1, 44—53, 1978.
12. Лоскин А. И. Архив анат., вост. и экстр., вып. 1, 61, 1, 64—69, 1971.
13. Серков Ф. Н. Нейрофизиология, 16, 3, 394—403, 1984.
14. Anden N. E., Palmisano A. Acta physiol. scand., 67, 5, 313—326, 1966.
15. Dafny N., Feldman Sh. Brain Res., 2, 241—257, 1970.
16. Dibaer R., Rottidge L. T. Exp. Neuro., 12, 4, 39—369, 1965.
17. Luxe K., Hanberger H., Böckfelz T. Brain Res., 8, 1, 125—131, 1968.
18. Ito E., Markovitsch H. Y. Exp. Brain Res., 47, 1, 79—94, 1982.
19. Klein J., Kuypers H. G. Science, 177, 4177, 660—662, 1975.
20. Wolf G., Satin J. J. Comp. Neurol., 157, 2, 137—156, 1965.

Получено 25.III 1991 г.