

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ
ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ
Հ Ա Ն Դ Ե Ս

БИОЛОГИЧЕСКИЙ
Ж У Р Н А Л
АРМЕНИИ

Издается с 1946 года
Айастані кенсабанақан андес,
выходит 12 раз в год
на армянском и русском языках

Խմբագրական կոլեգիա՝ Մ. Մ. Ավագյան, Վ. Ե. Ավետիսյան, Է. Գ. Աֆրիկյան (գլխավոր խմբագիր), Հ. Գ. Բակլավադյան, Հ. Գ. Բատրիկյան, Ա. Շ. Դալստյան (գլխ. խմբագրի տեղակալ), Ժ. Ի. Հակոբյան, Վ. Հ. Պաղարյան, Կ. Ս. Մարջանյան (պատ. քարտուղար), Ս. Հ. Մովսիսյան:

Խմբագրական խորհուրդ՝ Ն. Ն. Ակրամովսկի, Վ. Շ. Աղաբաբյան, Հ. Ս. Ավետյան, Է. Գ. Աֆրիկյան (խորհրդի նախագահ), Գ. Ն. Բաբայան, Ս. Ա. Բակունց, Ա. Լ. Թախտաջյան, Պ. Ա. Խուրչուդյան, Ս. Կ. Կարապետյան, Մ. Գ. Հովհաննիսյան, Լ. Լ. Հովսեփյան, Լ. Ս. Ղամբարյան, Ա. Ա. Մաթևոսյան, Մ. Խ. Չալախյան, Ս. Հ. Պողոսյան, Մ. Ե. Տեր-Մինասյան:

Редакционная коллегия: Ц. М. Авакян, В. Е. Аветисян, Ж. И. Акопян, Э. К. Африкян (главный редактор), О. Г. Баклаваджян, Г. Г. Батикян, А. Ш. Галстян (зам. главного редактора), В. О. Казарян, К. С. Марджанян (ответ. секретарь), С. О. Мовсесян.

Редакционный совет: А. С. Аветян, В. Ш. Агабабян, Н. Н. Акрамовский, Э. К. Африкян (пред. совета), Д. Н. Бабалян, С. А. Бакунц, Л. С. Гамбарян, С. К. Карапетян, А. А. Матевосян, М. Г. Оганесян, Л. Л. Осипян, С. А. Погосян, А. Л. Тахтаджян, М. Е. Тер-Минасян, П. А. Хурсудян, М. Х. Чайлахян.

Բ Ո Վ Ա Ն Դ Ա Կ Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

Փորձառական

Քարամյան Ա. Ի., Ղամբարյան Լ. Ս. Ակադեմիկոս Լևոն Աբգարի Օրբելի (նվիրված ծննդյան 100-ամյակին) 427

Զիմկինա Ա. Մ., Զիմկին Ն. Վ. Կենտրոնական նյարդային համակարգի պլաստիկության և նրա արտահայտման ձևերի մասին 431

Քարամյան Ա. Հ., Սոլիբրինսկայա Տ. Ն., Վայրյա Տ. Պ. Հիստոթայամիկ և հիպոկամպիալ կառուցվածքների դերը երկկենցաղների ու կաթնասունների նոր կեղևի գործունեության մեջ 439

Կարապետյան Ս. Կ., Հաբուբյունյան Ռ. Ա. Գամժա-ամինակարագաթթվի ազդեցությունը օրգանիզմի «կորիզի» և «թաղանթի» շերտաստիճանի վրա 443

Գոռոզնով Վ. Լ., Ֆանարջյան Վ. Վ. Ուղեղիկ-կարմիր կորիզային սինապսների ֆունկցիոնալ առանձնահատկությունների մասին 454

Թակվաձյան Հ. Գ., Աղամյան Ֆ. Ա., Սարգսյան Ս. Գ., Ավետիսյան Է. Ա. Սոլիտար տրակտի կորիզի պրոյեկցիաների էլեկտրաֆիզիոլոգիական ուսումնասիրությունը հիպոթալամոսում 459

Հայրապետյան Ա. Ա., Կոստանյան Է. Գ., Ժարսկայա Վ. Դ. Ուսպեցիֆիկ տեսողական բուրգ-կեղևային կապերի էլեկտրաֆիզիոլոգիական և նյարդակազմաբանական հետազոտությունը 466

Ուրղանջյան Տ. Գ., Յականյան Կ. Վ. Կատոնների սոմատոսենսոր կեղևի ինտակտ շրջանի էլեկտրական ակտիվության հատկությունների փոփոխությունները՝ սիմետրիկ շրջանի հեռացումից հետո 472

Մելիճյան Դ. Ս. Նյարդային համակարգի հարուցված կենսաէլեկտրական ուժակցիաների թվային մշակումը 480

Խանավիրյան Տ. Վ., Միխայելյան Մ. Խ., Ղամբարյան Լ. Ս. Պայմանական շարժողական սննդային ռեֆլեքսները անանոն գոյացության վնասման դեպքում 485

Մատինյան Լ. Ա., Ալանվերդյան Ա. Գ., Զիլինգարյան Հ. Ա., Մաբկսյան Լ. Ս., Գրիգորյան Շ. Վ. Նյարդային համակարգի վնասվածքների ֆերմենտոթերապիան 490

Գրիգորյան Մ. Ս., Թադևոսյան Լ. Գ. Յերմենտային հարմարողականությունը ոչխարների օնտոգենեզում 496

Զավաղյան Ռ. Լ., Հաբուբյունյան-Կոզակ Բ. Ա., Աֆրիկյան Մ. Բ. Կատոնների կեղևի լատերալ սուպրասիլվիան շրջանի ռետինոտոպիկ կառուցվածքը 501

Բակունց Ս. Ա. ՀՍՍՀ ԳԱ ֆիզիոլոգիայի ինստիտուտը որպես Լ. Ա. Օրբելու գիտական ժառանգության զարգացման կենտրոններից մեկը 506



СО Д Е Р Ж А Н И Е

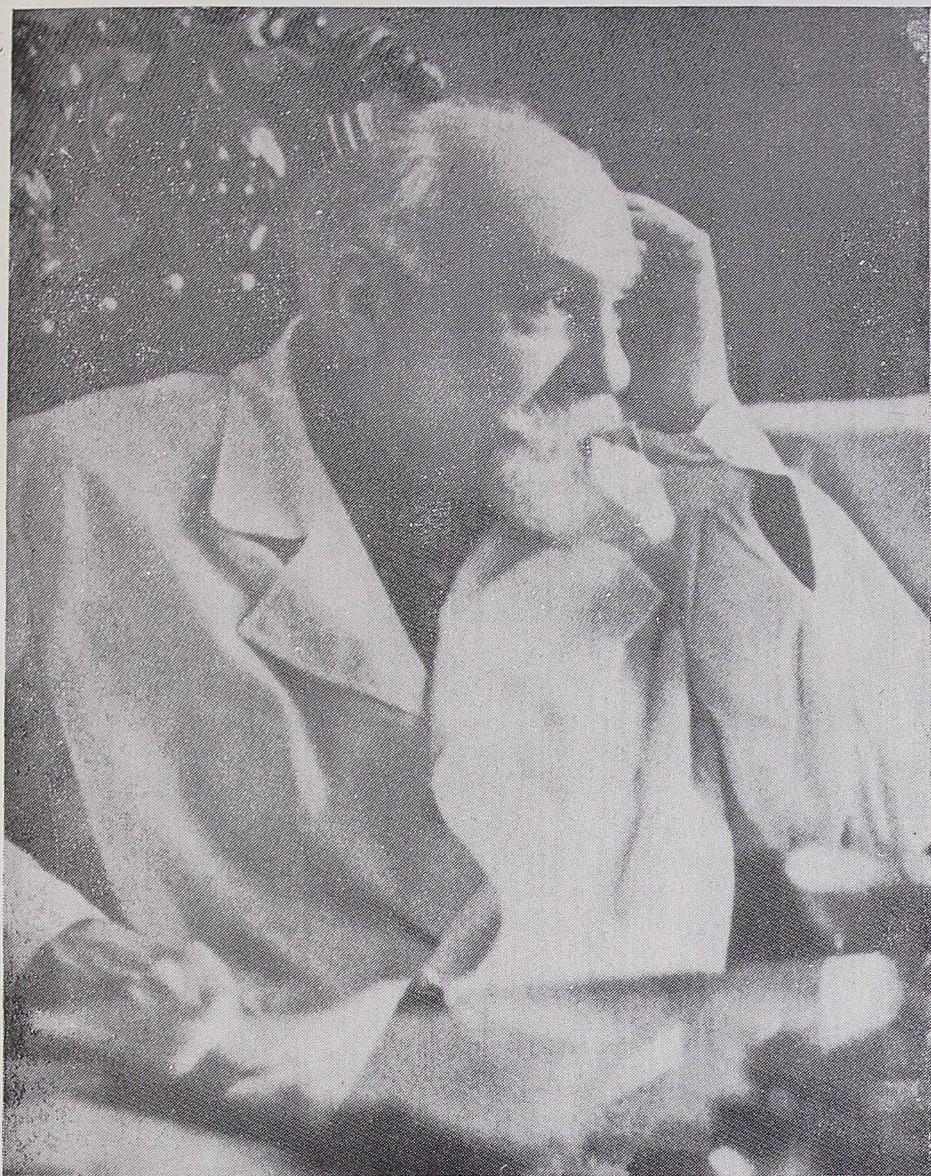
Экспериментальные

<i>Карамян А. И., Гамбарян Л. С.</i> Академик Левон Абгарович Орбели (к 100-летию со дня рождения)	427
<i>Зимкина А. М., Зимкин Н. В.</i> О пластичности и формах ее проявления в деятельности нервной системы	431
<i>Карамян А. И., Соллертинская Т. Н., Валюх Т. П.</i> Роль гипоталамических и гиппокампальных структур в регуляции деятельности новой коры у рептилий и млекопитающих	439
<i>Карапетян С. К., Арутюнян Р. А.</i> Влияние гамма-аминомасляной кислоты на температуру «ядра» и «оболочки» организма	448
<i>Городнов В. Л., Фанарджян В. В.</i> К функциональным особенностям мозжечково-рубральных синапсов	454
<i>Баклаваджян О. Г., Адамян Ф. А., Саркисян С. Г., Аветисян Э. А.</i> Электрофизиологическое исследование проекций ядра солитарного тракта в гипоталамусе	459
<i>Айрапетян А. А., Костанян Э. Г., Жарская В. Д.</i> Электрофизиологическое и нейроанатомическое исследование неспецифических таламо-корковых связей	465
<i>Урганджян Т. Г., Цаканян К. В.</i> Особенности изменения электрической активности интактного отдела соматосенсорной коры как показатель внутрикорковой перестройки после экстирпации симметричной области	472
<i>Мелконян Д. С.</i> Цифровая обработка вызванных биоэлектрических реакций нервной системы	480
<i>Ханамирян Т. В., Микаелян М. Х., Гамбарян Л. С.</i> Условные двигательные пищевые рефлексы при повреждении безымянной субстанции	485
<i>Матинян Л. А., Аллавердян А. Г., Чилингарян Р. А., Маркосян Л. С., Григорян Ш. В.</i> Ферментотерапия при повреждениях нервной системы	490
<i>Григорян М. С., Татевосян Л. Г.</i> Ферментные адаптации у овец в онтогенезе	496
<i>Джавадян Р. Л., Арутюнян-Козак Б. А., Африкян М. Б.</i> Ретинопигментная организация латеральной супрасильвиевой области коры кошки	501
<i>Бакунц С. А.</i> Институт физиологии АН АрмССР как один из очагов развития научного наследия Л. А. Орбели	506

C O N T E N T S

E x p e r i m e n t a l

<i>Karamlan A. J., Gambarian L. S.</i> Academician Levon A. Orbeli (to the 100 th birthday anniversary)	427
<i>Zimkina A. M., Zimkin N. V.</i> Forms of Plasticity in Nervous System Activities	431
<i>Karamian A. I., Sollertinskaya T. N., Vatioukh T. P.</i> Role of Hypothalamic and Hippocampial Structures in the Regulation of Neocortical Activity of Reptiles and Mammals	439
<i>Karapetian S. K., Arutunian R. A.</i> The Effect of Gama-Aminobutyric Acid upon the Temperature of „Core“ and „Cover“ of the Organism	448
<i>Gorodnov V. L., Fanardjian V. V.</i> On Functional Peculiarities of Cerebello-Rubral Synapses	454
<i>Baklavadjian O. G., Adamian F. A., Sarkisian S. H., Avetisyan E. A.</i> Electrophysiological Study of Hypothalamic Projections of the Nucleus Tractus Solitarii	459
<i>Hayrapetian A. A., Kostanian E. G., Jarskaya V. D.</i> Electrophysiological and Neuroanatomical Investigation of Nonspecific Thalamo—Cortical Projections	466
<i>Urgandjian T. G., Tsakanian K. V.</i> Changes in Electrical Activity of Intact Part of Somatosensory Cortex as Reflecting Intracortical Rearrangement after Extirpation of its Symmetrical Region in Cats	472
<i>Melkonian D. S.</i> Digital Processing of Evoked Bioelectric Reactions of the Nervous System	480
<i>Khanamirian T. V., Mikaellan M. Kh., Gambarian L. S.</i> Conditioned Motor Alimentary Reflexes after the Destruction of Substantia Innominata	485
<i>Matinian L. A., Allaverdian A. G., Ghilingarian R. A., Markosian L. S., Grigorian Sh. V.</i> Enzyme Therapy in Injuries of the Nervous System	490
<i>Grigorian M. S., Tatevosian L. G.</i> Enzyme Adaptation in Sheep during Ontogenesis	496
<i>Djavadian R. L., Harutiunian-Kozak B. A., Afrikian M. B.</i> Retinotopic Organization of lateral Suprasylvian Cortex in Cats	501
<i>Bakunts S. A.</i> Institute of Physiology of the Academy of Sciences of the Armenian SSR as One of the Centers for the Development of Scientific Heritage of L. A. Orbeli	506



ЛЕВОН АБГАРОВИЧ ОРБЕЛИ

АКАДЕМИК ЛЕВОН АБГАРОВИЧ ОРБЕЛИ

(к 100-летию со дня рождения)

А. И. КАРАМЯН, Л. С. ГАМБАРЯН

Наша страна вместе с мировой биологической общественностью отмечает 100-летие со дня рождения выдающегося советского ученого, основоположника эволюционной физиологии, академика Левона Абгаровича Орбели.

Левон Абгарович Орбели родился 7 июля (нового стиля) 1882 года в Цахкадзоре (Армянская ССР). Его отец Абгар Иосифович Орбели, окончивший юридический факультет Петербургского университета, был весьма образованным человеком и отдавал много энергии и времени воспитанию своих сыновей Рубена, Левона и Иосифа.

Окончив с золотой медалью 3-ю Тифлисскую гимназию, Левон Абгарович Орбели в 1899 году поступил в Петербургскую Военно-медицинскую академию и уже студентом начал работать в гистологической лаборатории известного ученого М. Лавдовского. Затем под влиянием И. П. Павлова он избрал своей специальностью физиологию.

Под руководством И. П. Павлова студент Орбели в 1903 году выполнил работу, которая была удостоена Золотой медали.

В 1904 году Л. А. Орбели с отличием окончил Военно-медицинскую академию и был направлен врачом в Кронштадтский госпиталь. Работая терапевтом, он продолжал исследовательскую работу в физиологической лаборатории И. П. Павлова.

В 1907 году И. П. Павлов поручил Л. А. Орбели обязанности помощника по заведыванию своей лабораторией, а в 1908 г. он полностью перешел в лабораторию И. П. Павлова, в том же году защитив докторскую диссертацию, изданную под названием «Условные рефлексы с глаза у собаки».

По предложению И. П. Павлова Орбели был командирован в крупнейшие научные центры Англии, Германии, Франции и Италии. В лаборатории Э. Геринга (1909 г.) он выполнил две работы совместно с Дитлером, в лаборатории С. Гартена совместно с Брюкке, используя новейшее для того времени техническое достижение—струнный гальванометр, исследовал биопотенциалы мускулатуры мочеочника (1910 г.). Весьма эффективными оказались исследования Л. А. Орбели в Англии, где он совместно с В. Б. Ленгли, а позднее с Дж. Баркрофтом выполнил и опубликовал три работы (1910 г.). Далее в Италии на Неаполитанской биологической станции, основанной знаменитым биологом А. Дорном, Орбели провел ряд интенсивных сравнительно-физиологических наблюдений (1910 г.).

Научная деятельность Л. А. Орбели была обширной и разносторонней. В ранний период его исследования проводились под непосредствен-

ным руководством Павлова и касались изучения условных рефлексов со зрительного анализатора. В дальнейшем творческая деятельность Орбели сосредоточилась главным образом на изучении нервной регуляции функций и координационных механизмов ЦНС. Среди его исследований выдающееся место занимают работы по обоснованию учения об адаптационно-трофической функции симпатической нервной системы. Л. А. Орбели и его учениками установлено, что адаптационно-трофическое влияние симпатической нервной системы распространяется на скелетные мышцы (феномен Орбели—Гинецинского), рецепторы и самую центральную нервную систему, включая кору больших полушарий головного мозга. Блестящее обоснование это учение получило во многих лабораториях, а в Армении—в лаборатории С. А. Мирзояна. Данные Л. А. Орбели о взаимоотношении вегетативной нервной системы и корково-подкорковых отделов ЦНС составляют экспериментальную основу современных представлений о функциях ретикулярной формации, оказывающей неспецифическое стимулирующее влияние на клетки коры головного мозга. Учение Л. А. Орбели об адаптационно-трофической роли вегетативной нервной системы имеет большое теоретическое и практическое значение.

Возвратившись на родину, Л. А. Орбели весь отдается науке, исполняя в то же время обязанности помощника И. П. Павлова по физиологическому отделу Института экспериментальной медицины и по кафедре физиологии Военно-медицинской академии.

С 1913 г. Л. А. Орбели—профессор Высших курсов им. П. Ф. Лесгафта. С 1918 г. он бессменно возглавляет физиологический отдел Научного института имени П. Ф. Лесгафта, а с 1920 г. одновременно руководит кафедрой физиологии I-го Ленинградского медицинского института.

Вокруг Л. А. Орбели собирается талантливая молодежь, вместе с которой он не только успешно разрабатывает учение своего великого учителя, но и прокладывает новые пути в отечественной и мировой науке.

Что бы ни изучали Левон Абгарович и его ученики, какие бы эксперименты ни ставили, неизменным условием их исследовательской работы было последовательное применение эволюционного принципа в понимании и трактовке физиологических явлений. Именно такой подход позволил Л. А. Орбели не только раскрыть механизмы изучаемых физиологических явлений, но и понять, как в процессе эволюционного развития формировались эти механизмы.

Теория развития особенно ярко сказалась в учении Л. А. Орбели о становлении двигательных спинномозговых координаций, т. е. того процесса, который относится к числу самых удивительных и самых трудных загадок биологии.

«Начиная с 1913 г., с момента выхода на преподавательскую арену, я,—пишет Орбели,—старался внушить своим слушателям ту мысль, что ключ к разгадке этой тайны лежит в учении об условных рефлексах». В самом деле, при изучении механизмов образования условных рефлексов было показано, что любой индифферентный раздражитель, совпадающий во времени с действием безусловного, вскоре начинает

вызывать такую же реакцию, как и последний. На ранних этапах формирования условнорефлекторной деятельности возбудительный процесс широко иррадирует в кору, однако в дальнейшем, в силу активного вмешательства процесса торможения, иррадиация ограничивается. На смену диффузному распространению возбуждения приходит избирательное движение нервных импульсов по проторенным путям, свободным от торможения. Иными словами, создается такое состояние, когда масса коры, сначала проводящая диффузно, становится системой, состоящей из сложной мозаики очагов возбуждения и торможения.

Опираясь на эти данные и учитывая, что с точки зрения биогенетического закона эволюция индивида протекает теми же путями, что и эволюция вида, Орбели делает смелое заключение, согласно которому спинномозговые координации с лежащей в их основе «реципрокной иннервацией антагонистических мышц» формировались в процессе исторического развития по тем же законам, по которым в коре образуются условные рефлексы. И если эти соображения до 1921 г. носили характер предположений, то в последующие годы были получены данные, позволяющие подтвердить правомерность этой концепции. Было показано, что конечность собаки, лишенная чувствительной иннервации, совершает непрерывные движения, точно совпадающие с ритмом дыхания. Более того, эта конечность реагировала на все без исключения раздражения.

Складывалось впечатление, что деафферентированная конечность, лишенная чувствительного контроля, реагирует на любое возбуждение, возникающее в ЦНС. Это означает, что у высших животных по существу в скрытой форме сохраняются свойства диффузной нервной системы. Последующие исследования школы Орбели показали, что даже в естественных условиях на ранних этапах онтогенетического развития спинного мозга локальные раздражения вызывают общую, суммарную реакцию всей мускулатуры тела. На более поздних этапах эта диффузность ответов утрачивается, и на смену приходят специализированные рефлекторные реакции локального характера. В появлении строго специализированных рефлекторных актов большую роль приобретает процесс торможения, превращающий спинной мозг из диффузно возбудимой системы в систему со сложной картиной взаимодействия этих двух процессов с существенным значением афферентных сигналов. В сложной циклической системе связей центра и периферии складываются те отношения, которые приводят к угнетению и полному устранению древних форм реагирования нервной системы и способствуют проявлению новых, специализированных форм координационных отношений.

«На каждом шагу,—пишет Орбели,—и в лабораторном эксперименте, и в клиническом наблюдении, и в педагогическом опыте—нам приходится встречаться с подтверждением того положения, что процесс эволюции идет не путем окончательного уничтожения старых функциональных отношений, а путем заслонения их. И старые упрямые формы деятельности вырываются наружу всякий раз, как наступают какие-либо явления, нарушающие нормальный баланс возбуждения и торможения».

Борьба старых и новых форм двигательных координаций особенно четко проявляется у животных при поражении мозжечка. На основании большого количества экспериментальных данных Л. А. Орбели формирует учение о мозжечке как ближайшем пособнике коры головного мозга в адаптационно-трофическом регулировании неврологических функций, в модулировании и стабилизации функциональной готовности всех рефлекторных систем и аппаратов.

Несмотря на огромное значение для развития современной нейрофизиологии сформулированных Орбели положений по физиологии вегетативной нервной системы и физиологии органов чувств и мозжечка, славу его научного направления и созданной им школы составляет его учение об эволюции функций и функциональной эволюции. Без сомнения можно сказать, что с именем Орбели связано создание нового эволюционного направления в физиологии как самостоятельной дисциплины.

На основании многолетних исследований Л. А. Орбели постоянно подчеркивал, что для создания эволюционной физиологии были необходимы определенные условия. Среди них наиболее важными явились: использование исторического метода познания в трактовке общих закономерностей эволюции; определенный уровень развития самой физиологии—переход от чисто аналитического метода исследований к синтетическому; эволюционная физиология как самостоятельная наука, как и всякая другая, должна иметь свои специфические методы и специальные задачи. Заслуга Орбели в том и состоит, что, развивая эволюционно-физиологические и сравнительно-физиологические идеи И. М. Сеченова и И. П. Павлова, он заложил основы нового направления—эволюционной физиологии.

В отличие от всех предыдущих исследователей в области сравнительной и онтогенетической физиологии Орбели выдвинул вопрос о необходимости комплексного использования трех основных методов изучения эволюционного процесса: а) сравнительно-физиологического; б) онтогенетического, включая изучение стадий эмбрионального и постэмбрионального развития; в) клинико-патологического и экспериментально-патологического, позволяющих выяснить соотношения филогенетически древних и новых форм функционирования путем выключения или, наоборот, усиления функций органов и систем различного эволюционного возраста.

Использование сравнительной физиологии как метода познания эволюционных закономерностей является довольно сложной задачей. Согласно Орбели, здесь должно быть учтено, как в зависимости от различных условий существования развились отдельные филогенетические линии, как одни и те же функции совершенствовались или, наоборот, отмирали и, наконец, как под влиянием факторов внешней среды первоначально различные функциональные отношения сближаются и приводят к одному и тому же результату. Чтобы решить эти сложные вопросы, эволюционная физиология должна базироваться на огромном готовом материале сравнительной физиологии и зоофизиологии, с другой стороны, она должна развиваться самостоятельно, отбирая из всего жи-

вого материала тех представителей и те состояния, которые, с точки зрения эволюции функций, представляют особый интерес.

В 1931 г. Л. А. Орбели был избран членом-корреспондентом, а в 1935 г.—действительным членом Академии наук СССР. С 1936 г., после смерти И. П. Павлова, академик Л. А. Орбели возглавлял советскую физиологическую науку. Под его руководством в стенах двух крупных институтов—Физиологическом институте им. И. П. Павлова АН СССР и в Институте эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности АМН СССР—широким фронтом разворачиваются исследования в самых различных областях физиологической науки.

В 1939 г. Л. А. Орбели избирается академиком-секретарем биологического отделения, а в 1942 г.—вице-президентом АН СССР. Находясь на этой должности, в тяжелые годы Великой Отечественной войны он руководит всей биологической наукой страны. В 1943 г. генерал-полковник медицинской службы Л. А. Орбели назначается начальником Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова. В том же году он избирается академиком Академии наук Армянской ССР, а через год—действительным членом Академии медицинских наук СССР.

Левон Абгарович Орбели избирается действительным членом многих зарубежных академий наук, обществ и университетов. Ему присваивается высокое звание Героя Социалистического Труда. За заслуги перед Родиной он был награжден четырьмя орденами Ленина, двумя орденами Трудового Красного Знамени, орденом Красной Звезды и многими медалями. За книгу «Лекции по физиологии нервной системы» Л. А. Орбели была присуждена Государственная премия I степени.

Академик Л. А. Орбели скончался 9 декабря 1958 года, оставив огромное научное наследие и многочисленных учеников и последователей.

«Биолог. жс. Армении», т. 35, № 6, 1982.

УДК 612.822.8

О ПЛАСТИЧНОСТИ И ФОРМАХ ЕЕ ПРОЯВЛЕНИЯ В ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

А. М. ЗИМКИНА, Н. В. ЗИМКИН

На основании лабораторных и клинических исследований обсуждаются некоторые механизмы пластичности центральной нервной системы.

Л. А. Орбели неоднократно подчеркивал огромное значение пластичности нервной системы при регуляции двигательных и вегетативных функций в норме и патологии.

Пластические свойства организма, в частности ЦНС, на различных этапах эволюционного развития неодинаковы. Они достигают максимального развития у высокоорганизованных представителей животного

мира и, в особенности, у человека, у которых особенно высоко развита также интегративная деятельность, обеспечивающая неограниченные возможности образования временных связей. Это обусловлено, в первую очередь, развитием ассоциативных структур мозга, в том числе таламо-фронтальных и таламо-париетальных отделов [2]. Морфофункциональные пластические свойства в процессе деятельности выражаются у них в гипертрофии рабочих органов, в том числе нейронов, в ветвлении аксонов, увеличении числа синапсов, реактивном синаптогенезе, в перестройке взаимодействия афферентных систем и изменении значения управляющих сигналов с образованием новых поведенческих связей и т. д.

Пластичность выше как у более молодых по возрасту организмов, так и у более молодых в эволюционном отношении отделов мозга.

Известно, что каждый поведенческий акт реализуется функциональной системой соматических и вегетативных проявлений деятельности [1]. При этом характеристика этой системы связана с пространственными и временными особенностями деятельности всех составляющих элементов.

Наряду с приспособлением к внешней среде пластичность совершенно необходима и при изменениях внутренней среды, особенно резко проявляющихся при деятельном состоянии организма. Примеры приспособления к изменившимся условиям внутренней среды, в том числе весьма тонкого характера, можно наблюдать на мышцах при их работе и в восстановительном периоде. При сократительной деятельности в мышцах происходят непрерывные изменения температуры и кислородного режима, накопление метаболитов и т. д. В результате изменяются такие свойства их, как вязкость, твердость и сила сокращения [12]. Сила варьирует также при сокращении в зависимости от исходной степени растяжения мышцы, что постоянно имеет место при двигательной деятельности. Следует также учесть, особенно при длительной работе, что многие двигательные единицы не способны к более или менее продолжительной деятельности [7, 37]. Так, по данным Замостьяна и Зотова [7], между работоспособностью различных двигательных единиц существует огромная разница. При непрерывном раздражении у крыс периферического конца перерезанного нерва током частотой в 30 Гц одни из двигательных единиц генерировали биопотенциалы до конца двухчасового опыта, другие характеризовались возникновением пачек биопотенциалов с перерывами между ними, третьи же обнаруживали только единичные потенциалы с большими интервалами молчания.

Естественно, что при разных движениях центральная нервная система использует в мышце различные комплексы двигательных единиц. Но это имеет место и при внешне стереотипно выполняемых двигательных актах, например, ходьбе, ритмическом педалировании и т. д. Изменения внутренней среды в мышце, возникающие при деятельности, разная степень исходного растяжения мышечных волокон и быстрая утомляемость некоторых двигательных единиц делают необходимым при повторном движении мобилизовывать несколько иной ансамбль моторных единиц с различным их количеством в этом комплексе. Это на-

ходит свое выражение, например, в том, что при внешне стандартных движениях при педалировании с точным учетом одинаковости времени вращения при повторных двигательных актах электромиограммы несколько отличаются друг от друга [5]. Таким образом, при выполнении внешне одинаковых движений одни мышцы и двигательные единицы повторно многократно участвуют в осуществлении двигательного акта, и функциональная динамическая мозаика в ЦНС при этом характеризуется так называемыми «жесткими» связями, другие же входят в состав активно сокращающегося ансамбля мышечных элементов эпизодически, чередуясь,—«гибкие» связи [3, 4, 11].

В связи с вариативностью комплексов двигательных единиц при выполнении однообразных циклических движений возникает вопрос о правомочности обозначения таких двигательных актов термином «динамический стереотип», что имеет место в литературе по физиологии труда и спорта. При циклической деятельности в виде ходьбы, бега, плавания, передвижений на коньках и велосипеде и т. д. понятие «динамический стереотип», в сущности, отражает только последовательность смен фаз движения. Все же остальные внешние показатели этих двигательных актов, как, например, длительность фаз, соотношение между ними, длина шагов и т. д., постоянно варьируют в зависимости от грунта и его наклона, возникновения утомления, наличия груза и его расположения на звеньях тела и т. д. Что касается внутренней структуры движения, то, как уже указывалось, она всегда варьирует в зависимости от изменений внутренней среды. Поэтому «динамический стереотип», относящийся только к некоторым особенностям движения, не отражает сущности двигательного акта и не должен подменять такой термин, как «двигательный навык».

Вариативность внутренней структуры и многих показателей внешней структуры двигательного акта позволяет предполагать, что центральная нервная система при регуляции движений в основном функционирует по механизму поиска программ оптимального решения, основанного на принципе экстраполяции на основе гено- и фенотипического опыта.

Понятие «экстраполяция», широко используемое особенно в математике и статистике, было предложено Крушинским применительно к поведенческим актам у животных [28]. Мы считаем, что разные проявления экстраполяции, в той или иной мере свойственные всем отделам нервной системы, в том числе и спинному мозгу [8, 9], широко используются при нервной регуляции двигательных функций. При наличии многих исполнительных приборов выполнение одного и того же акта возможно как с повторным использованием одних и тех же мышц в двигательных единицах (динамический стереотип), так и путем создания каждый раз их новой комбинации. Первый путь, т. е. образование динамического стереотипа, проще, но он груб и неприспособлен для адаптации к постоянно изменяющимся условиям внешней и внутренней среды. Экстраполяция—сложнее, но зато надежнее, пластичнее при изменениях условий деятельности мышц и возникновении в нервных центрах утомления. Поэтому она является основным механизмом внутрен-

ней структуры движения, а динамический стереотип—дополнительным, касающимся только частных сторон двигательного акта.

При осуществлении временных связей именно экстраполяция, а не динамический стереотип, обеспечивает пластичность нервной регуляции функций, обуславливающую возможность тонкого приспособления к постоянно изменяющимся условиям внешней среды, о которых писал Л. А. Орбели. Временные связи как в отношении восприятия раздражителей, т. е. в афферентной части, так и применительно к осуществлению ответных реакций, т. е. в эфферентной части, не всегда являются строго специализированными. В афферентной части это проявляется в первоначальном обобщении раздражителей. Вследствие этого тонкие дифференцировки образуются лишь после специальной практики с угашением реакций на раздражители, родственные по своему характеру основному. В эфферентной же части движение в начале обучения даже внешне осуществляется со значительными вариациями. Внутренняя же структура двигательного акта, т. е. состав мышц и двигательных единиц в них, варьирует даже в тех случаях, когда акт внешне осуществляется относительно стереотипно [10, 13].

Постоянное изменение внешней и внутренней среды требует соответствующего изменения состояния нейронов в ЦНС, создания непрерывно изменяющихся паттернов возбуждения и торможения, т. е. динамики функциональной мозаики.

Динамика функциональной мозаики наблюдается не только при физических напряжениях, но и, как указывал Л. А. Орбели, при всех видах деятельности организма, в частности при умственной работе. Закономерности, которым подчиняется непрерывно варьирующая функциональная мозаика, обусловлены пластичностью нервной системы и носят вероятностный характер. Вместе с тем они обнаруживают некоторые общие черты.

Пластичность нервной системы и огромная избыточность ее элементов позволяют осуществлять взаимозаменяемость и посменность функционирования отдельных элементов. Это свойство составляет одну из важнейших основ организации динамики функциональной мозаики [34].

Посменность функционирования, или закон перемежающейся активности, сформулированный для уровня ультраструктур [29], имеет общепарафизиологическое значение. Таким путем создаются значительные функциональные и морфологические резервы, обеспечиваются взаимозамещаемость и широкая возможность выбора оптимальной программы деятельности, предупреждается развитие утомления или истощения и т. д. [15, 17, 21, 23—25].

Для обозначения устойчивого состояния организма и условий, его создающих, что не менее важно, Кеннон [35] предложил термин «гомеостаз». Современная теория гомеостаза прекрасно изложена в статье Горизонтова [6]. Подобно Кеннону, он понимает под гомеостазом не только известное постоянство физиологических констант, но и процессы координации и адаптации, обеспечивающие единство организма со средой.

В настоящее время в целях анализа различных механизмов гомеостаза выделены различные его типы, как, например, эндокринный гомеостаз, сердечно-сосудистый и др. [6]. В последнее время стали пользоваться термином «мозговой» или «нервный гомеостаз». Получены данные о существовании также тканевого гомеостаза [26].

Еще начиная с 1961 г. нами [15—17, 20 и др.], вслед за Дэвисом [36], было выделено понятие «церебрального гомеостаза». Основанием к этому послужило несколько моментов. Во-первых, несмотря на то, что деятельность организма основана на интегральной кооперации многих органов и систем, ведущая роль в процессах саморегуляции и самоорганизации принадлежит ЦНС. Кроме того, при некоторых патологических состояниях ЦНС, преимущественно связанных с нарушением функций неспецифических систем, наблюдается дезорганизация и дисрегуляция деятельности организма в целом. Доводом в пользу выделения специального термина «церебральный гомеостаз» послужила также исключительная сложность регулирующей и интегративной деятельности ЦНС.

Церебральный гомеостаз, сочетающийся с механизмами гуморальной регуляции, проявляется на всех уровнях ЦНС. Одним из таких примеров могут служить ионные каналы, которые способны избирательно пропускать через мембрану нейрона поток определенных ионов. Специальный сенсорный механизм, условно названный «ворогами», позволяет быстро открывать и закрывать эти каналы [27 и др.].

Проявления церебрального гомеостаза (нервного, мозгового) на системном уровне описаны многими авторами и составили специальный предмет наших многолетних исследований. Сотрудниками нашей лаборатории были разработаны некоторые критерии и показатели нормального церебрального гомеостаза и его нарушений [15, 16, 18, 19, 23, 30, 33].

В итоге показано, что церебральному гомеостазу, наряду с адаптивной регуляцией, принадлежит существенная роль в организации интегральной приспособительной деятельности организма [19, 21, 24].

Следует подчеркнуть два аспекта, которые лежат в его основе. Церебральный гомеостаз поддерживает устойчивость функциональной системы в пределах определенного адаптационного уровня, корректируя флюктуации вокруг среднего. Вместе с тем, сами флюктуации являются источником управляющих сигналов, действующих по принципу обратной связи. Ширина оптимального пика значений и допустимая область изменений регулируются церебральным гомеостазом, поэтому он должен обладать высокой чувствительностью и малой инерционностью [17, 24]. Можно предполагать, что динамичность функциональной мозаики является одним из механизмов церебрального гомеостаза. Диапазон колебаний его параметров в норме не выходит за определенные физиологические границы. Вместе с тем, значения параметров этих колебаний различны не только в разных ситуациях, но и в одной и той же ситуации в зависимости от функционального состояния организма и нелинейности биологических систем. Этот диапазон наиболее узок при оптимальном состоянии, но и этот оптимум меняется в зависимости от

факторов внешней и внутренней среды. Он расширяется в процессе поиска новых программ, при эмоциональном напряжении и т. д. Вслед за тем у здорового человека наступает стабилизация внешних проявлений реакций и функционального состояния [17, 21, 23 и др.].

В своих лекциях И. П. Павлов говорил, что «...патологическое часто открывается нам, разлагая и упрощая то, что заслонено от нас, сложное и усложненное, в физиологической норме» (Полн. собр. соч., V, 31; М.—Л., 1951). В свою очередь Л. А. Орбели считал изучение патологических состояний одним из кардинальных направлений эволюционной физиологии, позволяющих проникнуть в механизмы формирования координативных отношений [31].

Многолетними экспериментальными и клиническими исследованиями нашей лаборатории подтвердилась справедливость этих положений [15—18, 20, 22].

Была выделена особая форма нарушений процессов саморегуляции названная нами «болезнь регуляции» [14, 17, 19, 20]. Характерным для нее была дезорганизация нервной деятельности, связанная со сдвигом уровней возбудимости, реактивности и лабильности на фоне отсутствия или слабой выраженности симптомов органического поражения ЦНС. Вместе с тем, больные предъявляли множество (при этом довольно однотипных) своеобразно сочетающихся жалоб.

У подавляющего большинства больных (отдаленные последствия закрытой черепно-мозговой травмы или нейроинфекций, неврозы) наиболее частым и ярким явлением была выраженная неустойчивость двигательных, вегетативных и психических функций (устойчивая неустойчивость) [15], или синдром неустойчивости [30].

Диапазон колебаний параметров реакций намного превышал нормальный и еще больше отличался при нагрузках или эмоциональном напряжении. Это четко проявилось, например, при биоадаптивном управлении с помощью обратной связи [23, 25]. Наблюдались значительные колебания отдельных параметров и значительная неустойчивость межсистемных связей. Стабилизации конечного эффекта почти никогда не удавалось достигнуть. В отдельных случаях, когда она все же достигалась, значительные колебания параметров в процессе произвольного адаптивного управления можно было рассматривать как компенсаторное расширение диапазона поиска.

Однако чаще неустойчивость носила хронический характер и стабилизация отсутствовала. Такая форма неустойчивости, в отличие от физиологически целесообразной вариативности, должна считаться патологической, она сопровождается общей дезорганизацией деятельности [17, 18, 22, 30].

Наконец, следует упомянуть о специально вызванной неустойчивости, или дестабилизации, направленной на расшатывание патологических жестких связей [14].

Другая форма болезней регуляции, также связанная с нарушением церебрального гомеостаза, характеризуется значительным снижением подвижности нервных процессов, инертностью, ареактивностью.

Обе формы отклонений от физиологического уровня церебрального гомеостаза приводят к снижению эффективности экстраполяции и приспособительных возможностей. Они укладываются в представления об устойчивом патологическом состоянии [3], но ими не исчерпываются.

Таким образом, пластичность нервной системы, выражающаяся в виде вариативности функциональной мозаики ЦНС и ансамблей эффекторных приборов, обеспечивает путем экстраполяции адекватность ответных реакций, возникающих при изменении внешней и внутренней среды. Но эта адекватность снижается при нарушении церебрального гомеостаза и проявляется в виде «болезни регуляции» и патологической неустойчивости функций нервной системы.

Государственный ордена Ленина и ордена Красного Знамени
Институт физической культуры им. П. Ф. Лесгафта

Поступило 14.IV 1982 г.

ԿԵՆՏՐՈՆԱԿԱՆ ՆՅԱՐԳԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԴԻ ՊԼԱՍՏԻԿՈՒԹՅԱՆ
ԵՎ ՆՐԱ ԱՐՏԱՀԱՅՏՄԱՆ ԶԵՎԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա. Մ. ԶԻՄԿԻՆԱ, Ն. Վ. ԶԻՄԿԻՆ

Լաբորատոր և կլինիկական պայմաններում տարված հետազոտությունների հիման վրա քննարկվում են կենտրոնական նյարդային համակարգի պլաստիկության որոշ մեխանիզմներ:

FORMS OF PLASTICITY AS MANIFESTED IN NERVOUS
SYSTEM ACTIVITIES

A. M. ZIMKINA, N. V. ZIMKIN

A review on the problem of plasticity based on different mechanisms of changes in CNS activity is given, related to the investigations carried out in laboratory and clinical conditions.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
2. Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981.
3. Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1974.
4. Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л., 1980.
5. Бойко М. И. Автореф. дисс., Л., 1974.
6. Горизонтов П. Д. В кн.: Гомеостаз. 5—24, М., 1976.
7. Замостьян В. П., Зотов С. В. Физиол. журн. СССР, 62, 10, 1452—1459, 1976.
8. Зимкин Н. В. В кн.: Спортивная медицина и лечебная физкультура в Ленинграде. 17—28, Л., 1967.
9. Зимкин Н. В. В кн.: Руководство по физиологии. Физиология мышечной деятельности, труда и спорта. 114—115, Л., 1969.
10. Зимкин Н. В. В сб.: Сенсомоторика и двигательный навык. 5—26, Л., 1973.
11. Зимкин Н. В., Васильева В. В., Захарьянц Ю. З., Коссовская Э. Б., Пахомов В. Г., Разумов С. А., Сологуб Е. Б. XI съезд Всесоюз. физиол. об-ва им. Павлова, 2, 430, Л., 1970.

12. Зимкин Н. В., Де-Агинако К., Бойко М. И., Пахомов В. Г., Пахомова Т. Г., Пачеко И., Райков В. Т. В сб.: Физиологические механизмы адаптации к физическим нагрузкам и развитие тренированности у спортсменов, 34—67, Л., 1946.
13. Зимкин Н. В., Пахомов В. Г. Физиол. журн. СССР, 58, 5, 630—640, 1969.
14. Зимкина А. М. В кн.: Основы врачебно-трудоу экспертизы. 126—176, М., 1960.
15. Зимкина А. М. В сб.: Нейрофизиологические исследования при нервно-психических заболеваниях. 3—29, Л., 1961.
16. Зимкина А. М. Физиол. журн. СССР, 57, 7, 1011—1018, 1972.
17. Зимкина А. М. Нейрофизиологические исследования в экспертизе трудоспособности. 11—51, Л., 1978.
18. Зимкина А. М., Асафов Б. Д., Лоскутова Т. Д., Резникова Т. Н., Святогор И. В кн.: Нейрофизиологические механизмы психической деятельности человека. 201—214, Л., 1974.
19. Зимкина А. М., Климова-Черкасова В. И. В кн.: Нейрофизиологические исследования в экспертизе трудоспособности. 253—259, Л., 1978.
20. Зимкина А. М., Климова-Черкасова В. И., Маккавейский П. А. В кн.: Мат-л Всесоюз. конф. «Теоретические основы оптимизации диагностики и лечения болезней нервной системы. 33—37, Л., 1980.
21. Зимкина А. М., Лоскутова Т. Д. Физиология человека, 2, 2, 179—193, 1976.
22. Зимкина А. М., Маккавейский П. А. В кн.: Клинико-электрофизиологические показатели функционального состояния головного мозга человека. 3—34, Л., 1971.
23. Зимкина А. М., Маркман В. Г., Тимофеева А. Н. Физиология человека, 5, 3, 457—467, 1979.
24. Зимкина А. М., Меницкий Д. Н., Антомонов Ю. Г., Зингерман А. М., Лоскутова Т. Д., Шишкин Б. М. В кн.: Адаптивная саморегуляция функций. 149—190, М., 1977.
25. Зимкина А. М., Тимофеева А. Н., Маркман В. Г. Тр. XIII съезда физиологического общества им. И. П. Павлова. 263, Л., 1979.
26. Кетлинский С. А. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 78, 1, 29—49, 1980.
27. Костюк П. Г. Физиология центральной нервной системы. Киев, 1977.
28. Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1977.
29. Крыжановский Г. Н. В кн.: Биологические ритмы в механизмах компенсации нарушенных функций. 20—28, М., 1973.
30. Маккавейский П. А. В кн.: Электрофизиологические исследования в клинике и экспертной практике. Л., 1964.
31. Орбели Л. А. Избр. тр. 1, 383 и 446—455, М.—Л., 1961.
32. Павлов И. П. Полное собр. соч., 4, 317, М.—Л., 1951.
33. Поворинский А. Г. В кн.: Нейрофизиологические исследования в экспертизе трудоспособности. 51—77, Л., 1978.
34. Саркисов Д. С. В кн.: Биологические ритмы в механизмах компенсации нарушенных функций. 35—45, М., 1973.
35. Cannon W. B. The wisdom of the body. London, 1932.
36. Davis H. EEG and clin. neurophysiol., 23, 243, 1950.
37. Lännergren J., Smith H. S. Acta physiol. scand., 68, 263—274, 1966.

УДК 612.822.5

РОЛЬ ГИПОТАЛАМИЧЕСКИХ И ГИППОКАМПАЛЬНЫХ СТРУКТУР В РЕГУЛЯЦИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НОВОЙ КОРЫ У РЕПТИЛИИ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

А. И. КАРАМЯН, Т. Н. СОЛЛЕРТИНСКАЯ, Т. П. ВАЛЮХ

В электрофизиологических и условно-рефлекторных исследованиях показано, что у рептилий гиппокамп оказывает на деятельность полушарий переднего мозга диффузно-неспецифическое влияние, а у млекопитающих указанные эффекты приобретают более четкие и дифференцированные формы. Обнаружено также непосредственное участие неогипоталамических ядер в регуляции высших нервных функций.

Ключевые слова: гипоталамус, гиппокамп, новая кора, рептилии, млекопитающие.

В течение многих лет центральные структуры лимбической системы мозга—гипоталамус, гиппокамп, амигдала—привлекают к себе пристальное внимание как отечественных, так и зарубежных исследователей [2, 12]. Однако почти два десятилетия до физиологического бума, связанного с расцветом изучения лимбической системы мозга, в лаборатории Л. А. Орбели исследовалась роль гипоталамических образований в корковых процессах [1, 3, 4]. Придавая чрезвычайно важное значение этим данным, Л. А. Орбели в статье «О влиянии экстракортикальных факторов на высшую нервную деятельность» писал: «Симпатическая нервная система, начиная с ее центральных подбугорных образований и кончая ее периферическими ветвями, несомненно, может различными способами регулировать состояние коры головного мозга и таким образом определять характер деятельности центральной нервной системы» [8]. Позднее [9], в 1948 году, Л. А. Орбели вновь возвращается к вопросу о значимости подбугорной области в деятельности лобных долей.

Однако, несмотря на основополагающие данные, еще в 40-х годах полученные в лаборатории Л. А. Орбели, в период наиболее интенсивных исследований структуры и функции лимбических образований мозга, считалось, что роль гипоталамуса и гиппокампа в основном ограничена регуляцией внутренних потребностей организма и интеграцией его мотивационных и эмоциональных реакций. Более того, до последнего времени ученые придерживались мнения, что ключом к пониманию функций новой коры являются таламические ядерные образования и что в формировании фронтальной и париетальной ассоциативной коры главенствующая роль принадлежит таламическим ядрам [7, 10, 13, 14].

Развивая идеи Л. А. Орбели в сравнительно-физиологических исследованиях нашей лаборатории, мы установили основные закономерности влияния симпатической нервной системы на рефлекторную деятельность мозга в эволюционном ряду позвоночных [5, 11]. На основа-

нии морфологических, электрофизиологических и условно-рефлекторных данных было высказано положение о путях влияния симпатической нервной системы на деятельность коры головного мозга. В дальнейшем наше внимание было направлено на изучение путей формирования гипоталамо-кортикальной системы интеграции в филогенетическом ряду позвоночных. Было установлено, что, начиная с ранних этапов филогенеза, гиппокампальная кора как по морфологическим, так и по электрофизиологическим критериям имеет тесные восходящие и нисходящие связи с гипоталамическими ядерными образованиями и является его основной воспринимающей системой [6]. Учитывая вышесказанное, представляло интерес изучить роль гипоталамических образований в афферентном снабжении зон новой коры, в частности ассоциативных, и исследовать значение гипоталамических и гиппокампальных образований в деятельности новой коры у рептилий и млекопитающих.

Материал и методика. Электрофизиологические опыты проводились на черепахах, кроликах и обезьянах в условиях острого эксперимента с помощью метода регистрации вызванных потенциалов (ВП) и экстраклеточной нейрональной активности. Во время опыта животные находились под смешанным хлоралозо-небуталовым наркозом.

Регистрация ВП осуществлялась монополярно при помощи стальных (100—150 мк) или стеклянных электродов. Электрическая стимуляция производилась прямоугольными импульсами тока напряжением от 1 до 20 в при длительности от 0,1 до 0,5 мсек, частотой от 1 до 10 гц. С экрана осциллографа ВП и нейрональные реакции регистрировались на пленке в режиме кадровой и непрерывной записи и на магнитную пленку. По окончании каждого опыта производилась маркировка точек раздражения и отведения. Обработка полученных экспериментальных данных осуществлялась статистическими методами, при этом учитывали временные и амплитудные характеристики ВП, а для обработки экстраклеточной нейрональной активности строили графики постстимульных гистограмм (ПСГ).

Хронические опыты проведены на 12-ти рептилиях и 15-ти кроликах в каждой серии экспериментов в полуживом состоянии с хронически вживленными в различные отделы мозга электродами. В качестве условных раздражителей использовали свет частотой 50 мельканий в 1 сек (0,3 дж.) и звук (100 дб.).

Безусловным раздражителем у рептилий служило электрокожное раздражение, подаваемое в хвостовую часть животного, а у кроликов—пары аммиака (10%-ный водный раствор). В качестве дифференцировочного стимула применяли свет иной частоты мельканий, либо звук иной громкости. Помимо изучения электрофизиологических условных реакций, регистрировали дыхательные условные реакции, а также наблюдали за изменением эмоциональных реакций при стимуляции и разрушении лимбических структур. В некоторых опытах с помощью специальной программы на ЭВМ «Наири» производили корреляционно-спектральный анализ отводимой активности. Исследовались 3-секундные отрезки одновременной записи биопотенциалов разных областей новой коры и дорзального гиппокампа до стимуляции и разрушения гипоталамических и гиппокампальных структур и сразу после этих воздействий.

По окончании экспериментов проводили морфологический контроль локализации отводящих и раздражающих электродов.

Результаты и обсуждение. В серии электрофизиологических опытов было установлено, что гиппокампальная кора рептилий (черепахи) является основной воспринимающей системой для всей восходящей из гипоталамуса афферентации. Фокусы максимальной активности ВП в гиппокампальной коре черепах при раздражении различных ядерных образований перекрыты, ВП имеют короткие латентные периоды и полифазную конфигурацию.

У млекопитающих ранее было установлено следующее. У грызунов (крысы, кролики) наиболее коротколатентные ВП (6—8 мс) и нейрональные реакции в новой коре выявляются при раздражении ядерных образований заднего и латерального гипоталамуса с фокусом в сенсомоторной коре (поле 4, 5 и 6 по классификации Бродмана) и в древней ассоциативной области—лимбической коре (29 поле). В префронтальной области ВП и клеточные ответы характеризуются длинными латентными периодами и высокой степенью истощения эффекта при ритмическом раздражении. Их утомление наступает при частоте стимуляции 1 гц. Зона генерации как ВП, так и единичных элементов находится в поверхностных слоях новой коры на глубине от 0 до 400 мк. При раздражении переднего гипоталамуса ВП новой коры у кроликов выявляются с трудом, имеют длинные латентные периоды и низкую амплитуду. Методом парной стимуляции был подтвержден факт доминирования входа заднего гипоталамуса в новую кору кроликов. Так, при задержке от 50—200 мс при обуславливающем заднегипоталамическом раздражении отмечается его полное блокирующее влияние на ВП, регистрируемые на тестирующее переднегипоталамическое раздражение. У хищников (кошки) отмечаются укорочение латентных периодов ВП (до 4 мс) в ассоциативной коре и перемещение фокуса коротколатентных ответов во фронтальную область.

У приматов (обезьяны) фокус максимальной активности коротколатентных ответов выявляется во фронтальной ассоциативной коре. ВП в этой области характеризуются коротким латентным периодом (0,8—1,5 мс), простой негативной конфигурацией, высокой степенью устойчивости к ритмическому раздражению. Их истощение наступало при частоте свыше 10 гц. Аналогичные закономерности, свидетельствующие о тесных функциональных связях заднего и латерального гипоталамуса с ассоциативными зонами новой коры, были установлены в серии опытов с регистрацией вызванной нейрональной активности. Тщательный электрофизиологический анализ позволил идентифицировать эти функциональные связи как прямые моносинаптические проекции заднего и латерального гипоталамуса с фронтальной ассоциативной корой. В проекционных зонах у обезьян ВП имеют более длинные латентные периоды, обладают первично-позитивной фазой и иными функциональными характеристиками. В затылочных отделах мозга ВП и нейрональные ответы в условиях наших опытов не были зарегистрированы.

Было установлено, что в отличие от грызунов у приматов зона генерации ВП и клеточных элементов в ассоциативной коре более обширна и локализована в 2-х ее слоях: поверхностном и в более глубоком слое пирамидальных клеток. Следует отметить, что полученные нами электрофизиологические данные нашли подтверждение в нейроморфологических и гистохимических исследованиях зарубежных авторов, согласно которым инъекция пероксидазы хрена в ассоциативную кору обезьян выявляет транспорт фермента в ядерных образованиях заднего и латерального гипоталамуса.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что в процессе эволюции у приматов задние и латеральные отделы гипотала-

муса формируют моносинаптическую систему связей с ассоциативными зонами новой коры и являются новыми фактами, опровергающими старые представления о гипоталамической области как о преимущественном регуляторе вегетативных функций и интеграторе внутренних потребностей организма. Полученные результаты позволили нам представить функциональную организацию восходящих связей гипоталамуса с новой корой в виде схемы. Принципиально новым в этой схеме, отличающим ее кардинальным образом от схем, предложенных ранее, является тот факт, что прямые моносинаптические связи от заднего и латерального гипоталамуса достигают высших интегративных центров новой коры ее фронтальной ассоциативной зоны (рис. 1). Особый интерес у нас вы-

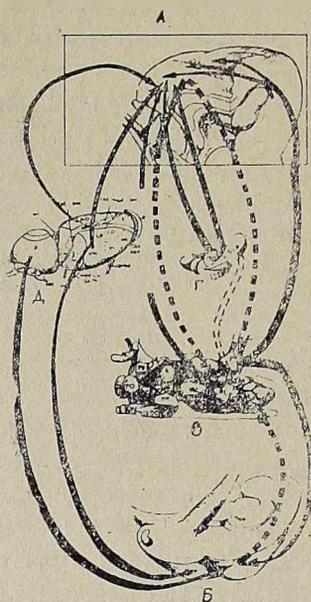


Рис. 1. Схема прямых гипоталамо-неокортикальных связей заднего гипоталамуса с ассоциативной корой и конвергенция таламических и гипоталамических влияний на неокортикальном уровне (1) у высших млекопитающих. А—фронтальная ассоциативная кора, В—височная ассоциативная кора, Г—гипоталамические ядерные образования. Черные стрелки—прямые связи, прерывистые—релейные ядра. Условные обозначения: на В—передне-вентральное ядро, МД—медiodорзальное ядро таламуса. В—Р—заднегипоталамическое ядро, ММ—мамиллярные ядра, НЛ—латеральный гипоталамус, SM—супрамамиллярная область, VM—вентромедиальное, ДМ—дорзомедиальное ядро, PV—перивентрикулярное, SO—супраоптическое. На Д—Р—подушка, LP—заднелатеральное ядро таламуса.

звало изучение функциональных взаимоотношений различных полей гиппокампа с ассоциативными и проекционными зонами новой коры у млекопитающих. Физиологических исследований в этом аспекте в литературе почти не имеется. Было установлено, что по сравнению с гипоталамусом, гиппокампальные структуры кроликов имеют иную топiku восходящих проекций. При раздражении филогенетически более молодого поля САЗ дорзального гиппокампа и стимуляции филогенетически более древнего поля СА1 фокус максимальной активности ВП регистрировался в древней ассоциативной коре—поле 29 и в парietальной области. ВП с максимальной амплитудой при стимуляции полей гиппокампа выявлялись в глубоких слоях лимбической коры на глубине 1500 мк. В затылочной зоне ВП также регистрировались в виде полифазных колебаний, но с иными временными, амплитудными и функциональными характеристиками. В соматомоторной коре ВП в условиях наших опытов при стимуляции поля СА1 и САЗ дорзального гиппокампа были зарегистрированы в виде низкоамплитудных колеба-

ний, не стабильных по своим проявлениям. В париетальной коре у кроликов при стимуляции гиппокампальных полей, по сравнению с лимбической корой, ВП имели более простую конфигурацию в виде простых позитивно-негативных колебаний и более длинный латентный период.

Таким образом, электрофизиологические данные свидетельствуют о том, что, несмотря на тесное структурное и функциональное единство, эти два лимбических образования имеют различную топикку восходящих проекций в зонах новой коры.

Влияние гипоталамических образований на условно-рефлекторную деятельность рептилий и кроликов. Как показали результаты наших ранних исследований, электролитическое разрушение переднего и заднего отделов гипоталамуса или их раздражение оказывают различные влияния на условно-рефлекторную деятельность рептилий.

Изменения условно-рефлекторной деятельности мозга у гипоталамоектомированных животных сопровождались отчетливыми поведенческими реакциями. Так, разрушение переднего гипоталамуса приводило к значительному усилению аффективного поведения. После разрушения заднего гипоталамуса поведенческие нарушения носили противоположный характер. Животные находились в спокойном состоянии, иногда в полудремотном, мало реагировали на экспериментатора.

Иное регулирующее влияние гипоталамических образований на условно-рефлекторную деятельность мозга было обнаружено у млекопитающих. Было показано, что лишь деструкция филогенетически молодых ядерных образований заднего гипоталамуса вызывает значительные и длительные изменения условно-рефлекторной деятельности мозга сроком до 1—1,5 месяцев. Эти изменения выражаются в ослаблении и исчезновении ЭЭГ показателей условных реакций в корково-подкорковых структурах мозга. Следует отметить, что это ослабление наиболее выражено и длительно в сенсомоторной коре. Дифференцировочное торможение на этом фоне усиливалось. Однако трактовка этого факта затруднена, так как трудно сказать, связано ли оно со значительным ослаблением возбуждательного процесса или же с усилением тормозных процессов. Наряду с ослаблением ЭЭГ показателей условных реакций в корково-подкорковых структурах мозга нарушались и дыхательные реакции, но нарушения были иного характера. Эти изменения заключались в непостоянстве проявления и изменении формы условного ответа в один опытный день. Анализ данных привел нас к высказыванию предположения о том, что в процессе эволюции значительно возрастает роль заднего гипоталамуса, который у млекопитающих становится одной из важнейших активизирующих систем в рефлекторной деятельности мозга.

Влияние гиппокампальных структур на условно-рефлекторную деятельность рептилий и млекопитающих. Особый интерес в нашей работе мы придавали изучению роли гиппокампальных структур в регуляции приобретенных форм нервной деятельности. Как показали результаты электрографических и морфологических исследований нашей лаборатории, у домлекопитающих на этапе амфибий примордиальный гиппокамп является той неспециализированной формацией, куда прое-

цируются афференты различных модальностей и конвергируют восходящие влияния таламуса и гипоталамуса.

Наиболее бурные эволюционные преобразования в своей структурной организации гиппокампа форма претерпевает в ряду млекопитающих. Изучение роли гиппокампа в условно-рефлекторной деятельности рептилий, ящериц, показало следующее. Стимуляция различных отделов дорзального гиппокампа сопровождалась усилением ЭЭГ показателей условных реакций в полушариях переднего мозга. Это усиление выражалось в появлении двигательного компонента условной оборонительной реакции, в появлении ЭЭГ условных реакций в тех структурах переднего мозга, в которых до стимуляции они были практически невыраженными (пириформная кора). Наиболее выраженным был этот усиливающийся эффект на 1—3 мин после стимуляции. Безусловные реакции при раздражении гиппокампа не изменялись. Следует отметить, что в отличие от стимуляции других структур лимбической системы (гипоталамус, амигдала), раздражение различных отделов гиппокампа не вызывало значительных мотивационных и эмоциональных реакций у рептилий, несмотря на значительное увеличение интенсивности раздражающего стимула. Поведенческие реакции при раздражении гиппокампа носили скорее характер ориентировочных реакций. На фоне стимуляции дорзального гиппокампа дифференцировочное торможение усиливалось.

Разрушение гиппокампа структур сопровождалось сохранением ЭЭГ показателей условных реакций в полушариях переднего мозга, а в ряде опытов даже его усилением и появлением двигательного компонента. Это усиление ЭЭГ условных реакций наблюдалось в отношении условных реакций, выработанных как на световой стимул, так и на звуковой стимул. Безусловные реакции после разрушения гиппокампа структур усиливались. Однако эффект усиления условных и безусловных реакций был кратковременным и наблюдался в течение 10—14 дней. Дифференцировочное торможение после разрушения гиппокампа структур вырабатывалось быстрее. Но угасательное торможение после разрушения дорзального гиппокампа не изменялось и носило волнообразный характер. Угасить условную реакцию не удалось, несмотря на 25—30 применений условного раздражителя без подкрепления. Следует отметить, что стимуляция и разрушение различных отделов гиппокампа вызывали однонаправленные изменения условно-рефлекторной деятельности. Поведенческие реакции после разрушения гиппокампа структур были невыраженными.

Иная картина изменений условно-рефлекторной деятельности мозга при стимуляции и разрушении гиппокампа структур выявилась у кроликов. В отличие от рептилий, у млекопитающих наблюдался отчетливо дифференцированный характер влияний различных полей гиппокампа как на электрофизиологические и вегетативные показатели условно-рефлекторной деятельности, так и на поведенческие реакции. Было установлено, что при высокочастотном раздражении поля САЗ

дорзального гиппокампа отмечается полное подавление ЭЭГ показателей условных реакций в корково-подкорковых структурах мозга на протяжении 1—7 мин. Это тормозящее влияние стимуляции поля СА3 было в особенности выраженным в отношении старой коры (поле СА1), париетальной и лимбической (поле 29) коры и подкорковых структур (гипоталамус), электрографические условные реакции которых проявлялись в виде формирования регулярного ритма 4—7 гц. По сравнению с изменениями электрографических условных реакций, нарушение дыхательных условных реакций было незначительным. Восстановление их наблюдалось через 3 мин после стимуляции. Электрографические реакции в новой коре восстанавливались к 5-й мин после стимуляции. Позже всего (7-я мин после стимуляции) восстанавливались условные реакции в виде регулярного ритма, регистрируемые в старой коре и в гипоталамических образованиях (рис. 2). При стимуляции поля СА3 дифференцировочное торможение усиливалось. Несколько

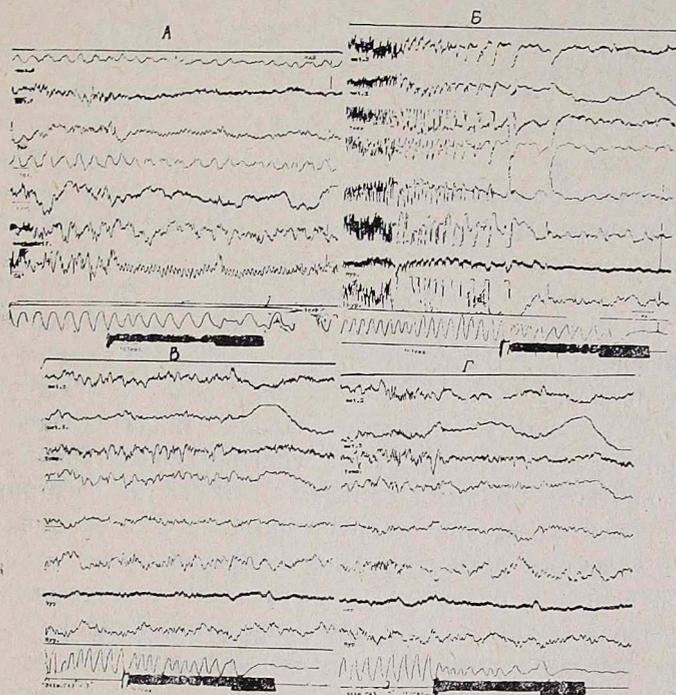


Рис. 2. Динамика изменения ЭЭГ и дыхательных условных реакций при стимуляции поля СА3 дорзального гиппокампа. А—ЭЭГ и дыхательные условные реакции до стимуляции. Б—сразу же после стимуляции. В—через 3 мин. Г—восстановление ЭЭГ условных реакций в новой коре через 7 мин после раздражения гиппокампа. Условные обозначения: внизу отметка условного раздражителя и на ней (двойная линия) безусловного. mot. S—соматомоторная кора слева, лимб.—лимбическая кора, Нур.—гипоталамус, СА1—поле СА1 дорзального гиппокампа, Тетр.—височная кора, cort. pirif.—пириформная кора.

иной характер изменений условно-рефлекторной деятельности мозга наблюдался при раздражении поля СА1. В этом случае также отмечалось торможение дыхательных и электрографических условных реакций. Однако тормозящий эффект был менее длительным (до 3 мин), менее выраженным. Нарушения условно-рефлекторной деятельности имели иную динамику. Так, при стимуляции этого поля прежде всего изменялись дыхательные условные реакции: они подавлялись и ослаблялись. По сравнению с эффектами раздражения поля СА3 угнетение электрографических условных реакций в старой коре, височной и затылочной областях и в подкорковых образованиях, проявляющихся в формировании ритма 4—7 гц, было менее выраженным и менее длительным. Эти реакции восстанавливались к 3-й мин. Безусловные реакции усиливались значительно. Дифференцировочное торможение при раздражении поля СА1 усиливалось незначительно. Электрофизиологические данные нашли подтверждение при статистической обработке по заданной программе на машине «Наири». Анализ спектров мощности различных зон коры головного мозга показал, что наибольшие сдвиги по амплитудно-частотному спектру отмечаются в лимбической (поле 29), парietальной и старой коре. Статистический анализ выявил минимальные изменения со стороны ЭЭГ показателей сенсомоторной коры.

Разрушение гиппокампальных структур у млекопитающих не вызывало значительных изменений положительных условных реакций. После разрушения поля СА1 ЭЭГ показателей условных реакций в корково-подкорковых структурах мозга не изменялись. Дыхательные условные реакции сохранялись. При разрушении же поля СА3 в первые дни (1—7-й день после разрушения) отмечалось усиление электрографических условных реакций преимущественно в старой коре и в подкорковых образованиях. В структурах новой коры они либо не изменялись, либо ослаблялись. Дыхательные условные реакции ослаблялись. Безусловные же реакции усиливались. Однако такие изменения условно-рефлекторной деятельности мозга у гиппокамптомированных животных были кратковременными (1 неделя) и быстро восстанавливались. Более значительное влияние разрушение поля СА3 оказывало на отрицательные условные реакции. Так, дифференцировочное торможение растормаживалось и ослаблялось. Угасательное торможение выработать не удалось. Однако как после разрушения поля СА1, так и поля СА3 поведенческие изменения не были выражены.

Таким образом, следует предположить, что у рептилий в условиях неспециализированной структурной организации гиппокамп оказывает неспецифическое диффузное влияние на деятельность полушарий переднего мозга и на подкорковые структуры. У млекопитающих же выявляются возможности более четкого и дифференцированного влияния гиппокамп на приобретенные формы нервной деятельности.

Изложенные как электрофизиологические, так и условно-рефлекторные данные свидетельствуют о том, что неогипоталамические ядерные образования (задний гипоталамус), формирующие прямые моносинаптические связи с ассоциативной корой, принимают непосредственное участие в регуляции высших нервных функций.

Эти данные являются подтверждением высказанных в 40-х годах предположений Л. А. Орбели о прямых влияниях центральных подбугорных образований, непосредственно определяющих функциональные свойства коры головного мозга.

Институт эволюционной физиологии и биохимии
им. И. М. Сеченова АН СССР, Ленинград

Поступило 13.11 1982 г.

ՀԻՊՈԹԱԼԱՄԻԿ ԵՎ ՀԻՊՈԿԱՄՊԻԱԼ ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔՆԵՐԻ
ԴԵՐԸ ԵՐԿԿԵՆՑԱՂՆԵՐԻ ՈՒ ԿԱԹՆԱՍՈՒՆՆԵՐԻ
ՆՈՐ ԿԵՂԵՎԻ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅԱՆ ՄԵՋ

Ա. Հ. ՔԱՐԱՄՅԱՆ, Տ. Ն. ՍՈԼԼԵՐԹԻՆՍԿԱՅԱ, Տ. Պ. ՎԱԼԻՑՈՒԽ

Էլեկտրաֆիզիոլոգիական և պայմանական-ռեֆլեկտոր փորձերը ցույց են տալիս, որ հիպոկամպը երկկենցաղների առաջնային ուղեղի կիսագնդերի գործունեության վրա թողնում է սփռուն, ոչ-սպեցիֆիկ ազդեցություն: Այդ ազդեցությունները կաթնասունների մոտ կրում են ավելի հստակ և տարբերակված բնույթ: Հայտնաբերված է նաև նոր-հիպոթալամիկ կորիզների անմիջական մասնակցությունը բարձրագույն նյարդային գործունեությանը:

ROLE OF HYPOTHALAMIC AND HYPOCAMPAL STRUCTURES
IN THE REGULATION OF NEOCORTICAL ACTIVITY
OF REPTILES AND MAMMALS

A. I. KAR AMIAN, T. N. SOLLERTINSKAYA, T. P. VALIOUKH

In the electrophysiological and conditioned-reflex experiments diffuse, unspecific type of influence of hippocampus on the reptiles' rostral brain hemispheres has been shown. These effects in mammals have cleaner and differentiated manifestation. Direct participation of neohypothalamic nuclei in the regulation of higher nervous functions has been revealed as well.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Асратян Э. А. Физиолог. ж. СССР, 18, 739, 1935.
2. Баклаваджян О. Г. Вегетативная регуляция электрической активности мозга. Л., 1967.
3. Васильев М. Ф. В кн.: XI Совещ. по физиологическим проблемам. Л., 12, 1946
4. Дерябин В. С. Физиолог. ж. СССР, 32, 533, 1946.
5. Карамян А. И. Физиолог. ж. СССР, 44, 316, 1958.
6. Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л., 1976.
7. Нарикашвили С. П., Моннава Э. С. Ж. ВНД, 9, 461, 1959.
8. Орбели Л. А. Избр. тр., 1, 210, 1960.
9. Орбели Л. А. Избр. тр., 1, 318, 1960.
10. Серков Ф. Н., Казаков В. Н. Нейрофизиология таламуса. Киев, 1980.
11. Соллертинская Т. Н., Номоконова Л. М. В кн.: Центральные и периферические механизмы вегетативной нервной системы. 194, Ереван, 1980.
12. Судаков К. В. В кн.: Принципы системной организации функций. М., 68, 1973.
13. Albe-Fessard D. In: Contribution to sensory physiology. Acad. Press, N. Y.—London, 101, 1967.
14. Buser P., Bignall K. E. Rev. Neurobiology, 10, 111, 1967.

УДК 612—82

ВЛИЯНИЕ ГАММА-АМИНОМАСЛЯНОЙ КИСЛОТЫ НА ТЕМПЕРАТУРУ «ЯДРА» И «ОБОЛОЧКИ» ОРГАНИЗМА

С. К. КАРАПЕТЯН, Р. А. АРУТЮНЯН

Показано, что в пределах термонеutralной зоны температура заднего гипоталамуса выше температуры переднего гипоталамуса в среднем на $0,10^{\circ}$, а температура печени превышает таковую остальных органов «ядра» в среднем на $0,88^{\circ}$.

Внутривенное введение гамма-аминомасляной кислоты вызывает гипотермический эффект и снижает температуру органов «ядра» на $0,38^{\circ}$. Это снижение обратимо и полностью восстанавливается в течение двух часов.

Ключевые слова: гипоталамус, ГАМК, температура «ядра» и «оболочки».

В настоящее время в литературе накопился значительный экспериментальный материал, посвященный центральному и периферическому влиянию различных биологически активных соединений на теплообмен организма.

Среди таких соединений, обнаруженных в ЦНС, интерес для физиологов представляло изучение роли гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК). Было показано [8, 16], что на уровень ГАМК в мозге значительное влияние, наряду с другими биогенными факторами, оказывает и тепловой баланс организма. Установлено, в частности, что при гипотермии содержание ГАМК в тканях центральной нервной системы уменьшается. Действительно, в опытах Гершеновича и др. [8] снижение температуры организма до 30° сопровождалось уменьшением содержания ГАМК в мозге на 51%. В других опытах [7] снижение температуры организма крыс с 38 до 20° приводило к уменьшению количества ГАМК в мозге от 17,4 до 8,6 мг%

О роли ГАМК в процессе регуляции температуры организма указывается в ряде работ [14, 18]. В опытах Лапина и Хауниной [14] внутрибрюшинное введение ГАМК в дозе 500—1000 мг/кг снижало температуру тела на $1,0$ — $1,5^{\circ}$.

Нами было установлено [1], что введение ГАМК в гипоталамус вызывает гипертермический эффект и повышает температуру мозга и общую теплопродукцию организма. Причем при введении ее в задний гипоталамус гипертермический эффект проявляется значительно сильнее, чем при введении в передний гипоталамус (соответственно $0,48$ — $0,58^{\circ}$ и $0,12$ — $0,17^{\circ}$). Показано также [2], что периферическое введение ГАМК снижает скорость теплообразования в организме на 1,80 кал/кг/мин, задерживает появление сосудистой терморегуляторной реакции организма в среднем на 14 мин и повышает порог температуры «ядра» организма (температуры печени, брюшной полости и ректальной температуры), необходимой для вызова этой реакции в среднем на $0,23^{\circ}$. Теплоотдача при протекании этой реакции, после введения ГАМК, снижа-

ется на 1,02 кал/кг/мин, а интенсивность увеличения количества циркулирующей крови по сосудам ушных раковин снижается в 1,2 раза. Центральное введение ГАМК вызывает обратный эффект: ускоряет появление сосудистой терморегуляторной реакции в среднем на 10 мин, снижает порог температуры «ядра» организма, необходимой для вызова этой реакции, в среднем на 0,28° и увеличивает среднюю скорость теплообразования на 0,8 кал/кг/мин [2].

В свете сказанного представлялось целесообразным изучить внутривенное влияние ГАМК на изменение температуры «ядра» и «оболочки» организма в условиях термонеutralной зоны (20—21°).

Материал и методика. Опыты проводились на кроликах. С помощью термопар определялись изменения температуры «ядра» организма в области переднего и заднего гипоталамуса, брюшной полости, печени, прямой кишки с точностью 0,02°, а также температуры «оболочки» организма в области кожи ушных раковин с точностью до 0,1°. С такой же точностью регистрировалась температура камеры. Для определения температурных изменений «ядра» предварительно за 6—7 дней до опытов «рабочие» спайки медноконстантановых термопар диаметром 0,1 мм вживлялись в медиальную преоптическую область переднего и в дорзомедиальную область заднего гипоталамуса по координатам соответственно $A_3L_{15}H_{14}$ и $P_1L_1H_{16}$ атласа [20], а также в брюшную полость и печень. Перед каждым опытом концы этих термопар с помощью спайки соединялись с противоположными концами тех же термопар, идущих от потенциометра и ультратермостата. Температура прямой кишки регистрировалась на глубине 6—7 см. «Рабочие» спайки термопар, измеряющие температуру кожи ушных раковин, прикреплялись к животному перед каждым опытом.

Порядок ведения опыта был следующим: кролики заранее приучались к обстановке опытной камеры и затем подвергались одномоментной тройной операции—вживление термопар в передний и задний гипоталамус, в печень и брюшную полость и фиксация коробочки к мышцам спины. Через 8—10 дней после такой операции кроликов брали под опыт. Каждый опыт состоял из двух этапов. Вначале в течение 30—40 мин регистрировался нормальный фон температурных изменений в «ядре» и «оболочке» организма, после чего внутривенно вводилась ГАМК (50 мг/кг), на втором этапе в течение двух часов производилась непрерывная запись температурных изменений «ядра» и «оболочки» организма под воздействием ГАМК.

Результаты и обсуждение. Результаты измерения температуры «ядра» и «оболочки» в норме показали, что в пределах термонеutralной зоны температура переднего гипоталамуса в среднем составляла $39,04 \pm 0,33^\circ$, а температура заднего гипоталамуса — $39,14 \pm 0,07^\circ$, или выше на 0,10° (табл. 1). Согласно данным ряда авторов [4, 9, 12], гипоталамическая температура очень вариабильна и зависит как от вида животного, скорости циркуляции крови и ее температуры, интенсивности теплообразования мозговой ткани, так и от температуры среды и многих других факторов. В экспериментах этих авторов температура переднего гипоталамуса колебалась в пределах 37,67—39,5°, а заднего—38,04—39,17°. Что касается температуры брюшной полости и прямой кишки, то, по данным табл. 1, она составляла в среднем $39,66 \pm 0,10^\circ$ и $38,80 \pm 0,07^\circ$, температура же печени — $39,68 \pm 0,08^\circ$, т. е. была выше температуры гипоталамуса, прямой кишки и брюшной полости на 0,02—0,88°.

Прецизионное длительное термограммирование «оболочки» организма показало, что средняя температура кожи ушных раковин при температуре среды 20—21° составляла $30,49 \pm 1,18$ — $31,1 \pm 1,06^\circ$.

Изменение температуры «ядра» и «оболочки» организма после внутривенного введения ГАМК

Условия опытов	Температура кожи правой ушной раковины	Температура кожи левой ушной раковины	Температура прямой кишки	Температура печени	Температура брюшной по- лости	Температура переднего ги- поталамуса	Температура заднего ги- поталамуса
Контроль	31,1 ± 1,06	30,49 ± 1,18	38,80 ± 0,07	39,68 ± 0,08	39,66 ± 0,10	39,04 ± 0,13	39,14 ± 0,07
Через 30 мин после введения ГАМК	31,44 ± 1,01	32,15 ± 0,72	38,49 ± 0,06	39,30 ± 0,07	39,34 ± 0,13 (0,05)	38,69 ± 0,13 (0,02)	38,79 ± 0,07 (0,05)
Через 60 мин	29,0 ± 1,01	28,07 ± 1,18	38,55 ± 0,06 (0,01)	39,37 ± 0,08 (0,05)	39,45 ± 0,12	38,80 ± 0,12	38,91 ± 0,07
Через 90 мин	27,5 ± 0,78	27,27 ± 0,87	38,76 ± 0,09	39,55 ± 0,10	39,67 ± 0,13	39,0 ± 0,18	39,30 ± 0,08
Через 120 мин	27,37 ± 1,09 (0,05)	27,1 ± 1,23 (0,02)	38,90 ± 0,19	39,72 ± 0,12	39,74 ± 0,18	39,20 ± 0,32	39,34 ± 0,07

В скобках дана достоверность по сравнению с контролем.

Таблица 2

Коэффициент корреляции (r) между температурой «ядра» и «оболочки»

Органы «ядра»	Из органов «оболочки»
	Кожа ушных раковин
Печень	-0,2
Передний гипоталамус	-0,56
Задний гипоталамус	-0,51
Брюшная полость	-0,2
Прямая кишка	-0,47

Периферическое введение ГАМК, как показывают данные табл. 1, в первые 30 мин достоверно снижает температуру «ядра» организма, но в неодинаковой степени. Если температура переднего и заднего гипоталамуса снижалась на $0,35^{\circ}$, а брюшной полости и прямой кишки—на $0,31—0,32^{\circ}$, то температура печени в аналогичных условиях снижалась на $0,38^{\circ}$. Через час во всех органах «ядра» температура постепенно нарастала и через два часа она не только восстанавливалась, но и в некоторой степени превышала исходный фон (рис. 1).

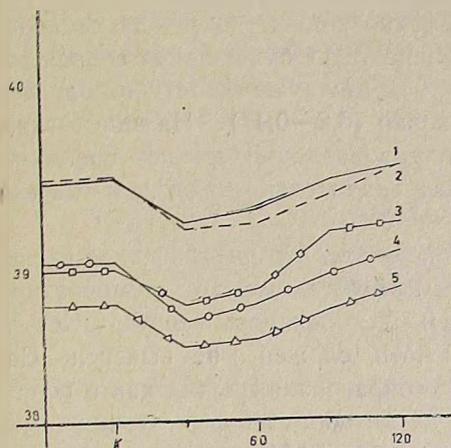


Рис. 1.

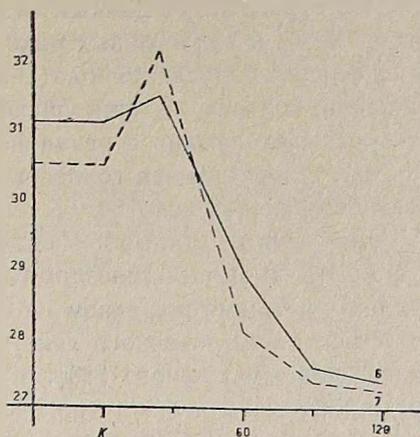


Рис. 2.

Влияние ГАМК на температуру «ядра» (рис. 1) и «оболочки» (рис. 2) организма: 1—печени, 2. брюшной полости, 3. заднего гипоталамуса, 4. переднего гипоталамуса, 5. прямой кишки, 6 и 7—кожи ушных раковин. На оси абсцисс—время (мин); на оси ординат—температура «ядра» и «оболочки».

Для определения изменения температуры «оболочки» организма после внутривенного введения ГАМК нами было проведено измерение температуры кожи ушных раковин, исходя из того, что ушные раковины благодаря их огромной васкуляризации являются особыми теплообменниками организма со средой. Следовательно, их температурные изменения точнее будут коррелировать с изменением температуры «ядра» организма. Действительно, как было установлено нами ранее [2] и в настоящем исследовании, между температурными изменениями органов «ядра» и «оболочки» организма наблюдается отрицательная корреляция (табл. 2).

Что касается изменения температурных показателей кожи ушных раковин под действием ГАМК, то, как видно из данных табл. 1 и рис. 2, в первые 30 мин после ее введения она незначительно повышается, после чего постепенно снижается и через два часа достигает $27,1 \pm 1,23$ и $27,37 \pm 1,09^{\circ}$, т. е. оказывается ниже исходной на $3,33—3,39^{\circ}$.

Анализируя полученные данные, можно заключить, что в пределах термонеutralной зоны из органов «ядра» самая высокая температура наблюдается в печени, температура заднего гипоталамуса выше температуры переднего гипоталамуса на $0,10^{\circ}$, что согласуется с полученными

ранее данными [12]. Высокую температуру заднего гипоталамуса по сравнению с передним следует, по-видимому, объяснить большей активностью его нейронов и более высоким уровнем их теплопродукции. Это предположение согласуется с данными ряда авторов [3, 17]. Высокая (до 0,88°) температура печени по сравнению с температурой других органов «ядра» объясняется высокой теплопродукцией, ее интенсивными обменными процессами. Согласно литературным данным [10, 15], в период основного обмена печень может продуцировать до 32% тепла от общей теплопродукции организма.

Из приведенных данных одновременно видно, что между температурой мозга и кожи ушных раковин существует более значительная отрицательная корреляция (0,51—0,56), чем между температурой органов брюшной полости и кожи ушных раковин (0,2—0,47). На наш взгляд, это различие связано с различием в теплоизоляции органов кроликов, так как теплоизоляция головного мозга значительно ниже, чем таковая органов брюшной полости.

Полученные данные позволяют заключить, что внутривенное введение ГАМК вызывает гипотермический эффект и снижает температуру «ядра» организма в среднем на 0,31—0,38°. Механизм гипотермического эффекта внутривенного действия ГАМК сложен и не выяснен. Согласно данным Иванова [10], в основе образования тепла как в целом организме, так и в любом органе лежат метаболические и гемодинамические процессы. Кроме того, доказано, что ГАМК через симпатическую нервную систему стимулирует выделение норадреналина и ускоряет распад гликогена в организме [6], а гипотензивный эффект внутривенного действия ГАМК объясняется повышением тонуса парасимпатической нервной системы и выделением ацетилхолина [5, 19]. Исходя из этих данных, следует предположить, что внутривенное введение ГАМК временно снижает активность симпатической нервной системы и уменьшает количество выделяемого норадреналина в организме, а это в свою очередь снижает интенсивность общего метаболизма, процессов гликолиза и образования тепла в организме.

Наше предположение подтверждается, с одной стороны, значительно большей степенью (по сравнению с другими органами «ядра» организма) снижения температуры в печени, как важного органа в процессе теплопродукции, с другой—повышением температуры кожи ушных раковин и расширением их сосудов, что является следствием снижения симпатического и повышения парасимпатического тонуса этих сосудов.

Гипотермический эффект ГАМК носит обратимый характер и через два часа температура органов «ядра» полностью восстанавливается. Это следует объяснить тем, что, согласно данным ряда авторов [11, 13, 16], при внутривенном введении ГАМК быстро (в течение 30—60 мин) распределяется по тканям, где подвергается процессу трансминирования с последующим распадом по циклу трикарбоновых кислот, образуя гамма-гуаниндимасляную и β-окси-гамма-аминомасляную кислоту.

ԳԱՄՄԱ-ԱՄԻՆԱԿԱՐԱԳԱԹԹՎԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ՕՐԳԱՆԻԶՄԻ
«ԿՈՐԻՉԻ» ԵՎ «ԹԱՂԱՆԹԻ» ԶԵՐՄԱՍՏԻՃԱՆԻ ՎՐԱ

Ս. Կ. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ, Ռ. Ա. ՉԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ

Ապացուցված է, որ միջազգայրի շերմաշեղոք զոտու սահմաններում հետին ենթատեսաթմբի շերմաստիճանը 0,1 աստիճանով բարձր է քան առաջինային ենթատեսաթմբինը, իսկ լյարդի շերմաստիճանը «կորիզի» մյուս օրգանների շերմաստիճանին գերազանցում է 0,88 աստիճանով:

Գամմա-ամինակարազաթթվի ներերակային ներարկումը, հարուցում է հիպոթերմիկ արդյունք և իջեցնում «կորիզի» շերմաստիճանը 0,38-ով, որը երկու ժամվա ընթացքում լրիվ վերականգնվում է:

THE EFFECT OF GAMMA-AMINOBUTYRIC ACID UPON
THE TEMPERATURE OF "CORE" AND "COVER"
OF THE ORGANISM

S. K. KARAPETIAN, R. A. ARUTUNIAN

The temperature of posterior hypothalamus within the termoneutral zone is higher than that of anterior hypothalamus on the average of 0,10° and the temperature of the liver is higher than that of the other organs of the „core“, on the average of 0,88°.

The intravenous injection of GABA provokes a hypothermic effect and calls decrease of the organs of "core" up to the 38°.

This decrease is convertible and completely restored within two hours.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Арутюнян Р. А. Физиол. ж. СССР, 67, 10, 1480, 1981.
2. Арутюнян Р. А., Карапетян С. К. Биолог. ж. Армении, 32, 2, 95, 1979.
3. Баклаваджян О. Г., Адамян Ф. А., Аветисян Э. А. Физиол. ж. СССР, 63, 1, 37, 1977.
4. Белявский В. М. Автореф. канд. дисс., 25, Л., 1977.
5. Бендиков Э. А., Шмуйлович Л. М., Копелевич В. С. Бюлл. эксп. биол. и мед., 78, 1, 65, 1972.
6. Бунятыан Г. Х. Проблемы нейрхимии. Л., 1966.
7. Векслер Я. И. Третья всесоюз. конф. по биохимии нервной системы, Ереван, 1963.
8. Гершеневич З. С., Кричевская А. А., Погорелова Т. Н., Шортанова Т. Х., Шугалет В. С., Эмирбеков Э. З. Роль гамма-аминомасляной кислоты в деятельности нервной системы. Л., 1964.
9. Дымникова Л. Н. Автореф. канд. дисс., 26, Л., 1977.
10. Иванов К. П. Биоэнергетика и температурный гомеостазис. Л., 1972.
11. Казарян Б. А. Изв. АН АрмССР, биол. науки, 16, 2, 59, 1963.
12. Карапетян С. К., Арутюнян Р. А., Варагян К. А. Сб.: XIII объединенная (зональная) научн. конф. по проблемам физиологии закавказских пединститутов, Тбилиси, 1978.
13. Ковалев Г. В. В кн.: Центральные и периферические механизмы вегетативной нервной системы, Ереван, 1980.
14. Лапин И. П., Хаунина Р. А. Сб.: Роль гамма-аминомасляной кислоты в деятельности нервной системы. Л., 1964.

15. Слонин А. Д. Физиология терморегуляции и термическая адаптация с/х животных. М.—Л., 1966.
16. Сытинский И. А. Гамма-аминомасляная кислота—медиатор торможения. Л., 1977.
17. Яичников И. К. Физиол. ж. СССР, 63, 10, 1398, 1973.
18. Юджин Робертс. Ж. эволюц. биохим. и физиол., 9, 5, 445, 1973.
19. Romanowski W. Acad. poton. Sci. Ser. Biol., 7, 83, 1959.
20. Sawyer C. K., Everett W., Green J. C. J. of Comp. neurology, 101, 3, 801, 1954.

«Биолог. ж. Армении», т. 35, № 6, 1982.

УДК 612.826.5:822

К ФУНКЦИОНАЛЬНЫМ ОСОБЕННОСТЯМ МОЗЖЕЧКОВО-РУБРАЛЬНЫХ СИНАПСОВ

В. Л. ГОРОДНОВ, В. В. ФАНАРДЖЯН

Методом внутриклеточной регистрации активности рубро-спинальных нейронов исследовались особенности «унитарных» ВПСП, возникающих на раздражение промежуточного ядра мозжечка. Показана моносинаптическая природа указанных потенциалов. Анализ фазы восхождения и полуширины «унитарных» ВПСП дает основание полагать об их соматической локализации. Установлено облегчение в мозжечково-рубральных синапсах при парной стимуляции промежуточного ядра мозжечка. Предполагается постсинаптический механизм возникновения указанного облегчения.

Ключевые слова: рубро-спинальные нейроны, интерпозито-рубральные синапсы, мозжечок.

Одним из основных источников афферентации красного ядра является контралатеральное промежуточное ядро мозжечка [5, 7]. Показано, что стимуляция его приводит к моносинаптическому возбуждению рубро-спинальных нейронов [2, 12, 14] и, благодаря наличию постоянного разряда пресекционных нейронов промежуточного ядра мозжечка, оказывает тоническое деполяризующее влияние на нейронные элементы красного ядра [12]. Исследование мозжечково(интерпозито)-рубральных синапсов обнаружило, что они локализируются на соматической мембране нейронов красного ядра [3, 10, 14] и генерируемые этими синапсами возбуждающие постсинаптические потенциалы (ВПСП) обладают уникальными особенностями, проявляющимися в их незначительном облегчении или подавлении при нанесении пары стимулов или тетаническом раздражении [11]. В то же время исследование организации коркового синаптического входа к рубро-спинальным нейронам показало, что этот вход отличается от мозжечкового как по своей пространственной локализации на мембране тех же нейронов (синапсы этого входа расположены на дистальных дендритах) [2, 4, 6, 14], так и по своим функциональным свойствам, что проявляется в значительном облегчении при парном и частотном раздражении сенсомоторной области коры мозга [13].

Настоящая работа посвящена дальнейшему электрофизиологическому исследованию особенностей передачи в мозжечково-рубральных

синапсах с использованием методов регистрации «унитарных» или «минимальных» постсинаптических потенциалов (ПСП). Регистрация таких ПСП в последнее время все чаще применяется в нейрофизиологическом эксперименте и является перспективным методом анализа межнейрональных связей. Раздражение одного волокна или минимального количества афферентных элементов и анализ характеристик, вызванных таким раздражением ПСП, позволяет дать точную качественную и количественную оценку характера синаптической связи, пространственной организации соответствующих синапсов на соматодендритной мембране исследуемого нейрона, выявить особенности функциональных механизмов изучаемых проекций, квантовые характеристики синаптической передачи, механизмы мембранной и синаптической пластичности и многие другие [1, 8, 9].

Материал и методика. Эксперименты проводились на взрослых кошках, анестезированных нембуталом. Подход к красному ядру осуществлялся путем отсоса узкого канала мозговой ткани до обнажения верхних бугров четверохолмия. Микроэлектрод вводился под латеро-медиальным углом в 15° по стереотаксическим координатам в каудальную часть красного ядра. Для внутриклеточного отведения использовались стеклянные заточенные микроэлектроды с сопротивлением до 10 МОМ, заполненные 3М раствором КСl. Идентификация рубро-спинальных нейронов осуществлялась при их антидромной активации в результате раздражения рубро-спинального тракта на уровне S_2 спинного мозга. Стимуляция контралатерального промежуточного ядра мозжечка проводилась биполярными вольфрамовыми электродами с межэлектродным расстоянием в 1,5 мм. Длительность стимула составляла 0,01—0,1 мс, а сила стимула для вызова «унитарных» ВПСП колебалась от 10 до 80 мкА. Локализация раздражающих электродов контролировалась гистологически.

Результаты и обсуждение. На одиночное раздражение контралатерального промежуточного ядра мозжечка в рубро-спинальных нейронах возникали ВПСП. Подбиралась минимальная фиксированная интенсивность стимула, на которую выявлялись ВПСП по закону «все или ничего», с флюктуацией амплитуды и с частым выпадением реакции. Небольшое уменьшение силы раздражения приводило к исчезновению ответа. Такие деполяризационные реакции нами рассматривались как «унитарные» или «минимальные» ВПСП. Всего было зарегистрировано 92 нейрона. Настоящее сообщение включает анализ ВПСП 18 нейронов. На рис. 1 (А, Б) представлен пример записи «унитарных» ВПСП в рубро-спинальном нейроне. Регистрация проведена в непрерывном (А) и ждущем (Б) режимах. Скрытый период возникновения ВПСП, измеряемый от артефакта раздражения до основания последнего, колебался в пределах 0,85—1,45 мс и в среднем равнялся 1,18 мс. ВПСП предшествовал двухфазный положительно-отрицательный пик, представляющий пресинаптический залп импульсов. Пресинаптический пик не исчезал после выхода микроэлектрода из клетки и регистрировался в составе потенциала поля. Скрытый период, измеряемый от момента перехода положительного отклонения в отрицательное в пресинаптическом пике до основания ВПСП, равнялся 0,36—0,65 мс (в среднем 0,48 мс) и представлял время синаптической задержки. Вычитание последнего из общего скрытого периода позволило определить время прохождения нервного импульса от контралатерального промежуточного

ядра мозжечка до красного ядра. Оно составило в среднем 0,65 мс, что говорит об отсутствии второго синапса на пути и, следовательно, о моносинаптическом происхождении регистрируемых ВПСП. Амплитуда «унитарных» ВПСП колебалась в пределах 0,27—1,48 мВ (в среднем

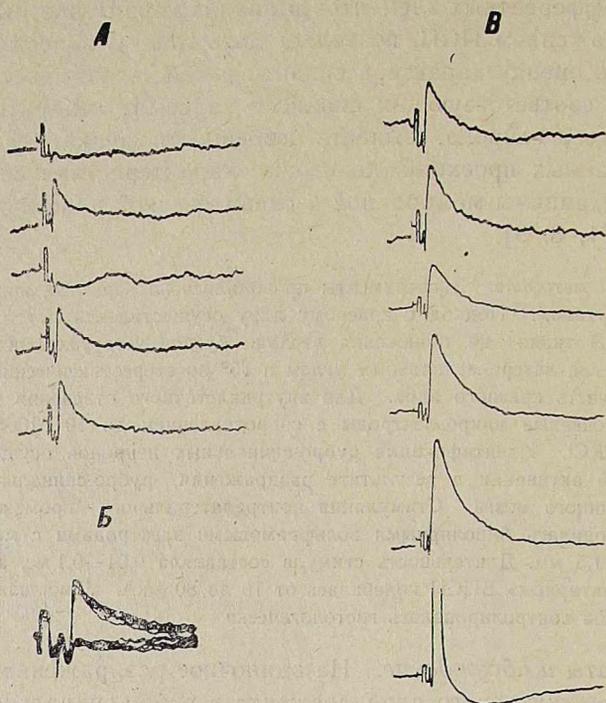


Рис. 1. Возбудительные постсинаптические потенциалы (ВПСП) рубро-спинального нейрона на раздражение промежуточного ядра мозжечка. А. «Унитарные» ВПСП, зарегистрированные при фиксированной силе стимуляции. Непрерывный режим записи. Б. То же самое в ждущем режиме записи. В. ВПСП в том же нейроне при увеличении силы стимуляции. Калибровка: 0,5 мВ, 1,0 мс.

0,8 мВ), они характеризовались быстрой фазой восхождения в 0,6—1,4 мс (в среднем 0,85 мс). Полуширина их, т. е. длительность, измеренная на уровне половины амплитуды, равнялась 1,5—4,8 мс (в среднем 3,5 мс). Последние два показателя свидетельствуют о соматической локализации мозжечково-рубральных синапсов [2, 11, 14]. При увеличении силы стимуляции амплитуда ВПСП увеличивалась, достигала критического значения и происходило генерирование потенциала действия, что видно на рис. 1 В

У 10 рубро-спинальных нейронов исследовалась модификация синаптической передачи методом парной стимуляции. У всех исследованных нейронов наблюдалось облегчение второго ВПСП. На рис. 2 А показан эффект парной стимуляции промежуточного ядра мозжечка на примере одного рубро-спинального нейрона. На рис. 2 Б представлен график зависимости амплитуды второго ВПСП от межстимульного интервала. За 100% принята амплитуда первого ВПСП. Как видно из

графика, максимальное облегчение наблюдается при интервале между стимулами в 3,0 мс. У того же нейрона парное испытание осуществлялось и при регистрации «унитарных» ВПСП, что также показало облегчение синаптической передачи (рис. 2В). У всех исследованных нейронов облегчение «унитарного» ВПСП на второй стимул находилось в за-

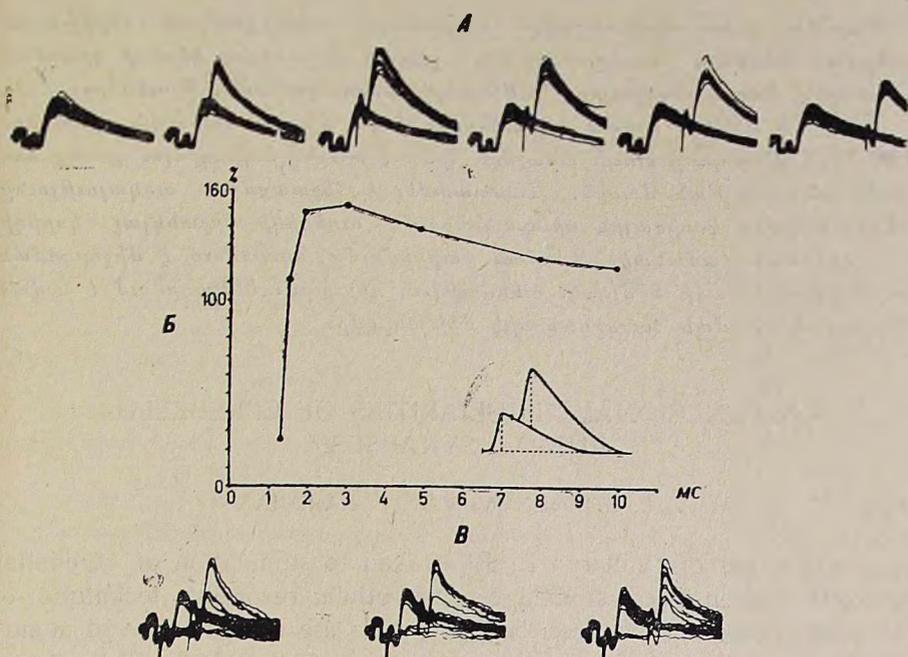


Рис. 2. Облегчение ВПСП в рубро-спинальном нейроне при парной стимуляции промежуточного ядра мозжечка. А. Парное испытание в рубро-спинальном нейроне. Б. График зависимости амплитуды второго ВПСП от межстимульного интервала. По оси ординат—амплитуда второго ВПСП, % по отношению к первому ВПСП, по оси абсцисс—межстимульный интервал, мс. В. Парное испытание в том же нейроне на «унитарном» ВПСП. Калибровка: 0,5 мВ, 1,0 мс.

висимости от эффекта первого стимула. Увеличение амплитуды второго ВПСП всегда происходило только в том случае, когда он возникал на деполяризационном сдвиге первого. В случае отсутствия ВПСП на первый стимул, амплитуда его на второй стимул не превышала контрольного уровня, т. е. была идентична амплитуде первого ВПСП. Отмеченное дает основание полагать о постсинаптическом механизме происхождения наблюдаемого облегчения.

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

Поступило 5.II 1982 г.

ՌԻՂԵՂԻԿ-ԿԱՐՄԻՐ ԿՈՐԻՉԱՅԻՆ ՍԻՆԱՊՍԵՆԵՐԻ ՖՈՒՆԿՑԻՈՆԱԼ
ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Վ. Լ. ԳՈՐՈԴՆՈՎ, Վ. Վ. ՖԱՆԱՐՋՅԱՆ

Կարմիր կորիզ-ողնուղեղային նեյրոնների ակտիվության ներբջջային գրանցման մեթոդով հետազոտվել են ուղեղիկի միջանկյալ կիթիզի գրգռման հետևանքով ծագող «ունիտար» ԴՀՄՊ-ների առանձնահատկությունները:

Յույց է տրվում նշված պոտենցիալների միասինապայային բնույթը: ԴՀՄՊ-ների վերընթաց փուլի անալիզը հիմք է տալիս ենթադրելու դրանց սոմատիկ տեղակայման մասին: Հաստատվել է հեշտացման առկայությունը ուղեղիկ-կարմիր կորիզային սինապսներում՝ ուղեղիկի միջանկյալ կորիզի զույգ գրգռման ժամանակ: Դրդման մաքսիմումը նկատվում է միջգրգռման ժամանակահատվածի 3 մ/վրկ. տեղում: Ենթադրվում է նշված հեշտացման ծագման հետսինապտիկ մեխանիզմը:

ON FUNCTIONAL PECULIARITIES OF CEREBELLO-
RUBRAL SYNAPSES

V. L. GORODNOV, V. V. FANARDJIAN

Peculiarities of "unitary" EPSP evoked to stimulation of cerebellar interposital nucleus were studied by intracellular recording technique of rubrospinal neurons. The described potentials are shown to be of mono-synaptic type. Analysis of the rise phase and half-width of "unitary" EPSP suggest their somatic localization. Facilitation in cerebello-rubral synaptic transmission to paired stimulation of cerebellar interposital nucleus is found to take place. Maximum facilitation is observed at the interval of 3,0 ms between the impulses. The described facilitation is supposed to be of postsynaptic origin.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Воронин Л. Л. Успехи физиолог. наук, 11, 19, 1980.
2. Фанарджян В. В. О нейронной организации эфферентных систем мозжечка. М., 1975.
3. Фанарджян В. В., Саркисян Д. С. Докл. АН Армянской ССР, 47, 251, 1968.
4. Фанарджян В. В., Саркисян Д. С. Физиолог. ж. СССР, 55, 121, 1969.
5. Angaut F., Bowsher D. Nature, 208, 1002, 1965.
6. Brown L. T. J. Comp. Neurol., 154, 149, 1974.
7. Jansen J., Janseu Jr. J. J. Comp. Neurol., 102, 607, 1965.
8. Kandel E. R., Spenser W. A. Physiol. Rev., 48, 65, 1968.
9. Kuno M. Physiol. Rev., 51, 647, 1971.
10. Nakamura Y., Mizuno N. Brain Res., 35, 283, 1971.
11. Toyama K., Tsukahara N., Kosaka K., Matsunami K. Exp. Brain Res., 11, 187, 1970.
12. Toyama K., Tsukahara N., Udo M. Exp. Brain Res., 4, 292, 1968.
13. Tsukahara N., Kosaka K. Exp. Brain Res., 5, 102, 1968.
14. Tsukahara N., Toyama K., Kosaka K. Exp. Brain Res., 4, 18, 1967.

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 обездвигивались, 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-

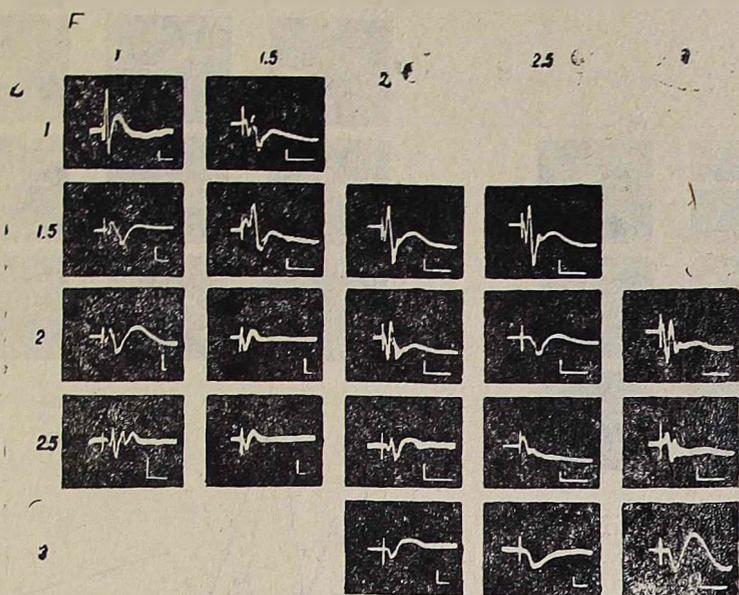


Рис. 1. ВП ЯСТ при раздражении шейного отдела блуждающего нерва. Калибровка: 50 мкв, 20 мс. F—по горизонтали фронтальная плоскость от обекс; L—по вертикали латеральная плоскость от обекс.

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

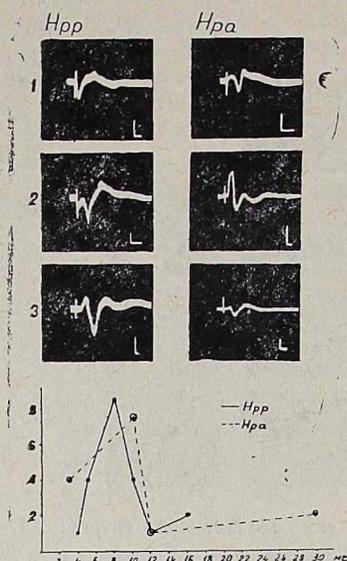


Рис. 2.

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.

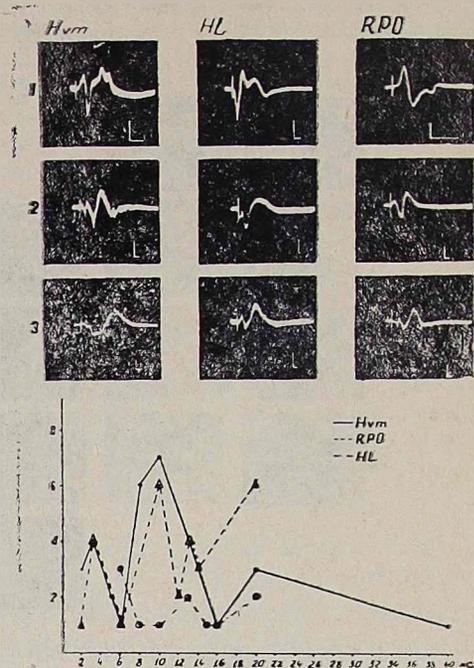


Рис. 3.

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, проходящей 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.II 1982 г.

ՍՈՒՒՏԱՐ ՏՐԱԿՏԻ ԿՈՐԻՉԻ ՊՐՈՅԵԿՅԻՒՆՆԵՐԻ ԷԼԵԿՏՐԱՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՌԵՍՈՒՐՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ ՀԻՊՈԹԱԼԱՄՈՒՍՈՒՄ

Հ. Գ. ԲԱՎԻԱՎԱԶՅԱՆ, 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 պրեոպտիկ 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 բաղմազանությունից, 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., Аствацатурян 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. Sakamoto 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.

УДК 612.826.4

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ И НЕЙРОАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕСПЕЦИФИЧЕСКИХ ТАЛАМО-КОРКОВЫХ СВЯЗЕЙ

А. А. АЙРАПЕТЯН, Э. Г. КОСТАНЯН, В. Д. ЖАРСКАЯ

В ответ на одиночные стимулы таламического неспецифического ядра срединного центра в соматосенсорной области коры регистрируются коротко- и длиннolatентные реакции нейронов, которые сопровождаются фокальными отрицательными потенциалами. При микроинъекции в ту же область коры пероксидазы хрена в срединном центре обнаруживаются слабоокрашенные меченые клетки, рассеянные в различных зонах ядра.

Ключевые слова. соматосенсорная кора, нейронная активность, срединный центр, пероксидаза хрена.

В 1938 г. Лоренте де Но [16] высказал предположение о существовании двух, отличающихся друг от друга, таламо-корковых проекций—специфической и неспецифической. Последнюю, исходя из некоторых особенностей разветвления ее аксонных терминалей в корковых слоях, он назвал также «множественной» проекцией. Впоследствии обнаруженный феномен реакции вовлечения еще больше привлек внимание исследователей к этой проблеме, одним из принципиальных вопросов которой является выяснение природы связей между неспецифическими структурами таламуса и корковыми полями [2, 8, 13, 18—20]. Необходимость этого хорошо обоснована в обзорной статье Уайта [20], который считает, что мы сейчас приближаемся к изучению интимных механизмов таламо-корковых отношений, исследование которых даст возможность оценить и переоценить существующие концепции об их структурно-функциональной организации.

В настоящей работе исследованы некоторые особенности реакции нейронов соматосенсорной зоны коры больших полушарий в ответ на одиночные стимулы таламического неспецифического ядра срединного центра, а также нейроанатомические связи между ними с помощью метода обратного аксонного транспорта пероксидазы хрена.

Материал и методика. Микроэлектрофизиологические опыты проводились на бездвиженных кошках в условиях острого эксперимента. Внеклеточная активность корковых нейронов записывалась синхронно с фокальными потенциалами, с помощью стеклянных микроэлектродов. Раздражающие электроды вводились в таламус через трепанационное отверстие по координатам атласа [12] Джаспера и Аймон-Марсана (F-7; H-1 и L-3). Применялись импульсы прямоугольного тока напряжением 10—15 в и длительностью 0,1—0,5 мс. В конце каждого опыта локализация раздражающего электрода проверялась на гистологических срезах.

Для изучения нейроанатомических связей применялся метод прижизненной инъекции 30%-ного раствора пероксидазы хрена (ПХ) типа Sigma VI. Препарат вводился в 3 точки первой соматосенсорной коры. В каждую точку вводилось 0,1—0,3 мкл раствора ПХ в течение 15 мин. Через 48 ч после введения ее кошек перфузировали фик-

сирующим раствором. После соответствующих процедур фиксации и промывания мозга изготавливались срезы на замораживающем микротоме толщиной 40—60 мкм, которые обрабатывались по методу Мезулам [17]. После инкубации срезы окрашивались сафранином. При идентификации ядер таламуса использовали атлас Джаспера и Аймон-Марсана.

Результаты и обсуждение. Электрофизиологическими исследованиями выявлено, что 45% от общего количества зарегистрированных нейронов коры (320 единиц) так или иначе реагировали на редкие стимулы (от 1 до 2 гц) срединного центра. Однако у более 2/3 из них стимулосвязанные реакции регистрировались только начиная со второго или третьего стимула. При переходе к частотным ритмическим раздражениям наблюдалось значительное увеличение количества реагирующих единиц (до 80%), однако не всегда по типу стимулосвязанных ответов, а путем изменения общей частоты импульсной активности в виде облегчения (57%) или угнетения (43%). Постепенное повышение неспецифической таламической стимуляции оказывало на импульсную активность корковых нейронов разнообразные, порой довольно сложные эффекты как во время раздражения, так и в постстимуляционном периоде, некоторые особенности которых описаны в наших прежних работах [1, 11].

Вызванные нейронные ответы имели одно- или многоспайковый характер, с заметным превалированием последнего типа. Средняя длительность реакции равнялась 5 мс, среднее количество спайков в каждом ответе составляло (2,5—3). Наблюдался значительный разброс скрытых периодов зарегистрированных реакций—от 1 мс (и даже меньше) до 30 мс. Все же можно сказать, что основная часть реагирующих нейронов имела скрытые периоды до 5 мс и от 6 до 10 мс. Следует указать, что наблюдались скрытые периоды как постоянного, так и непостоянного типов, с преобладанием последнего. Одной из характерных особенностей эффектов стимуляции срединного центра оказалось его выраженное синхронизирующее влияние на фоновую импульсную активность, особенно хорошо проявляющееся при переходе к низкочастотному раздражению.

На рис. 1 показаны некоторые примеры осциллограмм зарегистрированных реакций. В фрагменте 1 продемонстрированы осциллограммы реакций одного коркового нейрона (а, б, в) и постстимуляционная (при 10 применениях одиночных стимулов) гистограмма (г). Как видно, данный нейрон реагирует многоспайковым паттерном с изменяющимся количеством разрядов в каждом ответе, однако во всех случаях он имеет постоянный скрытый период длительностью 10 мс. Другой «молчаливый» нейрон (2) в ответ на трехкратное применение одиночного стимула (а, б, в) реагировал двумя разрядами импульсной активности с очень короткими скрытыми периодами (0,7 мс). Можно предположить, что в данном случае зарегистрирован антидромный ответ корково-таламического нейрона, однако, как видно в фрагменте 2 осциллограммы непрерывной записи, при переходе к низкочастотной стимуляции (9 гц) наблюдается быстрая потеря способности следовать за импульсами ритмического раздражения. В фрагменте 6 показана осциллограмма реак-

ции другого нейрона. Здесь также обращает на себя внимание коротколатентный начальный спайк (0,7 мс), за которым следует длительный период полного торможения (около 35—40 мс). Важно отметить, что как первичный спайк-ответ, так и последующие разряды импульсной активности неизменно сопровождаются отрицательными волнами фокальных потенциалов, отсутствующих в тормозной период. Вообще следует сказать, что вызванная нейронная активность почти всегда сопровождается хорошо выраженной отрицательностью фокальных потенциалов, которые при переходе к низкочастотной стимуляции рекрутируются (осциллограммы 3 и 4). Во многих случаях этой отрицательности предшествует первичная положительность. На осциллограмме 3 показана реакция другого коркового нейрона, реагирующего на одиночные

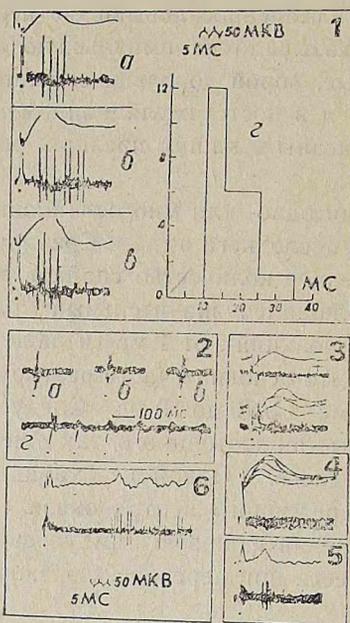


Рис. 1.

Рис. 1. Примеры вызванных стимулосвязанных реакций нейронов соматосенсорной зоны коры больших полушарий, зарегистрированных методом синхронной записи внеклеточных потенциалов и потенциалов поля в ответ на одиночные и низкочастотные раздражения ядра срединного центра. Объяснения в тексте.

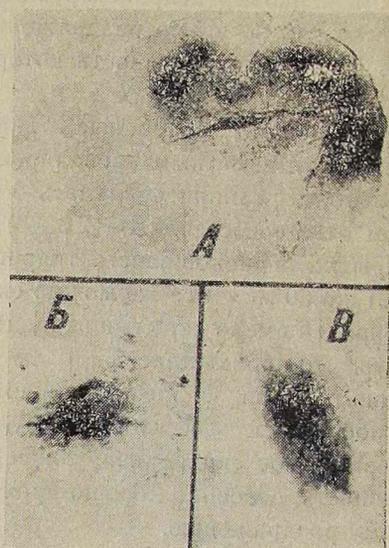


Рис. 2.

Рис. 2. А—место введения пероксидазы хрена в первую соматосенсорную зону коры головного мозга. Б—В—меченные пероксидазой хрена клетки в срединном центре и парафасцикулярном ядре таламуса. Увеличение: об. 40, ок. 10.

стимул (верхняя линия) одним импульсом со открытым периодом 4 мс. При низкочастотной стимуляции (4 гц—нижняя линия) хорошо видно постоянство этой латенции, а также четкая реакция вовлечения. Как видно на осциллограмме 3, волны реакции вовлечения не всегда совпадают с нейронной вызванной активностью. На осциллограмме 5 показан пример одновременной реакции двух корковых нейронов на один

стимул срединного центра. Оба ответа сопровождаются отрицательными потенциалами поля. Первый нейрон (с небольшой амплитудой) является коротколатентным, а второй (с большой амплитудой) — реагирует со скрытым периодом 12 мс.

Нейроанатомическое исследование. При изучении препаратов коры было обнаружено, что у всех кошек зона первичной диффузии введенной ПХ охватила почти всю область первой соматосенсорной зоны (рис. 2, А). Микроскопическое исследование срезов мозга показало, что маркированные клетки обнаруживаются во многих ядерных образованиях таламуса, в том числе и в неспецифических структурах — срединный центр-парафасцикулярном комплексе и ядрах средней линии. Маркированные ПХ клетки имели голубую или темно-синюю окраску. Голубая окраска обнаруживалась в основном в тех местах, где имелось скопление меченных ПХ клеток, например, в вентробазальном комплексе.

В интраламинарных ядрах, в частности в срединный центр-парафасцикулярном комплексе, обнаружены немногочисленные ПХ-положительные клетки, рассеянные по всему ядру. Не удалось выявить более или менее заметных скоплений окрашенных ПХ нейронов в отдельных участках ядра, как это имеет место в релейных ядрах таламуса. Местоположение маркированных клеток соответствовало следующим стереотаксическим координатам: при фронтальном плане 8 латеральная граница имела следующие обозначения — от 1,5 до 3, а горизонтальная +1,5 до -0,5; при фронтальном плане 7,5 — соответственно 1,3 до 3 и +2,5 до -0,7; при фронтальном плане 7,0 — соответственно 1,0 до 4,5 и от 2 до -0,7. Маркированные ПХ клетки находились как в дорсомедиальной крупноклеточной, так и в вентральной мелкоклеточной областях срединного центра. Общее количество ПХ-положительных клеток на одном срезе при малых увеличениях ($\times 10$) не превышало 8—10 нейронов. В основном это одиночные клетки (рис. 2, Б) небольших размеров (8—10 мкм). Для меченных ПХ клеток срединного центра характерна слабовыраженная окраска, а также частичная окрашиваемость нейронов. Иногда в парафасцикулярном ядре в непосредственной близости от тракта habenulo-peduncularis наблюдаются редковетвистые нейроны относительно больших размеров (10—15 мкм) с ярко выраженной грануляцией (рис. 2, В). Сопоставление отдельных клеток, меченных ПХ, позволяет говорить о разнообразии их форм: одни нейроны — треугольные, другие — овальные или же имеют округлые очертания. Однако эти клетки не имеют таких четких контуров и такого разнообразия форм, как это наблюдается в релейных специфических ядрах.

В настоящее время можно считать общепринятым, что первоначальное представление об отсутствии прямых выходов неспецифических таламических эфферентов в кору не подтвердилось [5, 8]. Однако пока не совсем ясна топографическая характеристика выходов отдельных ядер этой группы в кору, а в отношении некоторых из них, как, например, срединного центра, вопрос вообще остается открытым [4]. В этой связи заслуживает внимания морфологическое исследование Тоттибадзе и Моннава [19], выполненное методом терминальной дегенера-

ции, в котором были обнаружены связи между срединным центром и некоторыми областями сильвиевой коры. Возможность существования таких прямых связей показана также Васильевой и Шихгасановой [3, 7] и другими исследователями [9, 14]. Результаты наших исследований, как микроэлектрофизиологических, так и нейроанатомических, убедительно показывают наличие прямых проекций из срединный центр—парафасцикулярного комплекса в первую соматосенсорную зону коры больших полушарий и тем самым подтверждают существующие ранее в литературе мнения [10, 13, 18]. Нами обнаружены меченные ПХ клетки и в мелкоклеточной области срединного центра, которую многие авторы считают «истинным» срединным центром. По Шихгасановой [7], рассеянная топка меченных пероксидазой клеток в срединный центр—парафасцикулярном комплексе, а также их количество почти не претерпевают каких-нибудь изменений в трех возрастных периодах раннего онтогенеза у котят. В то же время в специфических ядрах в те же периоды наблюдаются значительные количественные изменения. Наши данные подтверждают эти наблюдения у взрослых кошек. Таким образом, создается впечатление, что корковые связи этих эволюционно древних палеоталамических структур на протяжении всего онтогенеза не получают заметного развития и продолжают резко отставать от других таламических образований, во всяком случае это справедливо в отношении таламических проекций в соматосенсорную область коры.

Комплексы «разряд, активность—торможение», наблюдавшиеся в наших опытах (рис. 1, 6), напоминают реакции ТПСР после разрядной активности, записанные другими исследователями во внутриклеточных исследованиях [6]. Механизмы такого торможения можно объяснить как активностью тормозящих интернейронов, так и возвратных коллатералей. Вызывают некоторое сомнение реакции со скрытыми периодами 0,7 мс. Возможно, они являются антидромными ответами. Однако, учитывая их быстрое утомление при переходе к частотной стимуляции, а также записанные вместе с нейронными реакциями отрицательные фокальные потенциалы и, наконец, сходство с комплексными реакциями при внутриклеточных отведениях [6], можно предположить возможность их ортодромной природы. В этом случае скорость проведения будет равняться приблизительно 20 м/с.

Записанные в наших опытах нейронные реакции с различными скрытыми периодами, некоторые примеры которых показаны на рис. 2, свидетельствуют о том, что неспецифические таламо-корковые связи как структурно, так и функционально имеют полиморфную организацию.

Институт физиологии

им. Л. А. Орбели АН Армянской ССР

Поступило 9.11.1982 г.

ՈՉ-ՍՊԵՑԻՖԻԿ ՏԵՍՈՂԱԿԱՆ ԲՈՒՐԳ-ԿԵՂԵՎԱՅԻՆ ԿԱՊԵՐԻ
ԷԼԵԿՏՐԱՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԵՎ ՆՅԱՐԳԱԿԱԶՄԱՆԱԿԱՆ
ՀԵՏԱԶՈՏՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա. Ա. ՀԱՅՐԱՊԵՏՅԱՆ, Է. Գ. ԿՈՍՏԱՆՅԱՆ, Վ. Դ. ԺԱՐՍԿԱՅԱ

Հասուն կատունների զլխուղեղի կեղևի մարմնային-զգացողական մարզի ներքոնների և դաշտային պոտենցիալների գրառման եղանակով, ինչպես նաև ծովաբողկի դերոքսիդի աքսոնալին հետադարձ տեղափոխման նյարդաանատոմիական մեթոդի օգնությամբ ապացուցվել է ոչ-սպեցիֆիկ միջային-կենտրոնական կորիզի և կեղևի միջև ուղղակի կապերի գոյությունը: Ֆիզիոլոգիական և կադմաբանական տեսակետից այդ կապերը բնորոշվում են որպես մի և բազմասինապսային, որոնք, մեծ մասամբ, ուղեկցվում են դաշտային պոտենցիալների բացասական ալիքներով:

ELECTROPHYSIOLOGICAL AND NEUROANATOMICAL
INVESTIGATION OF NONSPECIFIC THALAMO-CORTICAL
PROJECTIONS

A. A. HAYRAPETIAN, E. G. KOSTANIAN, V. D. JARSKAYA

Short- and long latency neuronal responses in somatosensory cortex were recorded to the thalamic nucleus centrum medianum single shocks, which were accompanied by negative field potentials. Dispersely located seldom cells lightly stained by horse radish peroxidase (HRP) have been detected. Combined physiological and anatomical data suggest that in spite of an undoubted existence of direct centrum medianum inputs to the cortex, there are clearly expressed differences between the specific and nonspecific thalamo-cortical projections.

Some theoretical aspects of the results are being discussed.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Айрапетян А. А. Биолог. ж. Армении, 25, 2, 116—124, 1972.
2. Буриков А. А. Физиолог. ж. СССР, 63, 7, 957—963, 1977.
3. Васильева Л. А., Шихгасанова И. Ш. Физиолог. ж. СССР, 66, 12, 1765—1771, 1980.
4. Елисеева З. В., Дуриня Р. А., Точенова Г. А. Аксонный транспорт веществ в системах мозга. 62—67, Киев, 1981.
5. Серков Ф. Н., Казаков В. Н. Нейрофизиология таламуса, Киев, 1980.
6. Сторожук В. М. Журн. ВНД, 26, 4, 835—842, 1976.
7. Шихгасанова И. Ш. Автореф. канд. дисс., Л., 1982.
8. Adrianov O. S. J. für Hirnforschung, 18, 3, 191—221, 1977.
9. Blum P. S., Day M. J., Carpenter M. B., Gilman S. Exp. Neurol., 64, 3, 587—603, 1979.
10. Bowsher D. The Thalamus, N.—Y., 99—127, 1966.
11. Hayrapetian Albert A. Exp. Neurol., 58, 2, 323—334, 1978.
12. Jasper H. H., Ajmone-Marsan C. Electrical stimulation of the brain. 203—231, Austin, 1961.
13. Jasper H., Naquet R., King E. E. EEG a. Clin. Neurophysiol., 7, 1, 99—114, 1955.
14. Jones E. G., Leavitt R. Y. Br. Research, 63, 3, 414—418, 1973.
15. Killacky H., Ebner F. F. Science, 179, 4070, 283—285, 1973.
16. Lorente de No R. Cerebral cortex, intracortical connections, motor projections. In Fulton Physiology of the Nervous System, 291—340, N.—Y., 1938.

17. Mesulam M. M. J. Histochem, a. Cytochem., 24, 12, 1273—1280, 1976.
18. Nauta W. J. H., Whitlock D. G. Brain Mechanisms and Consciousness, 81—116, 1954.
19. Totibadze N. K., Moniava E. S. J. Comp. Neurol., 137, 4, 347—360, 1969.
20. White E. L. Br. Research Rev., 1, 3, 275—311, 1979.

«Биолог. ж. Армении», г. 35, № 6, 1982.

УДК 612.822.2.822.3.822—6

ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ИНТАКТНОГО ОТДЕЛА СОМАТОСЕНСОРНОЙ КОРЫ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ВНУТРИКОРКОВОЙ ПЕРЕСТРОЙКИ ПОСЛЕ ЭКСТИРПАЦИИ СИММЕТРИЧНОЙ ОБЛАСТИ

Т. Г. УРГАНДЖЯН, К. В. ЦАКАНЯН

Методом фокальных потенциалов в соматосенсорной коре после экстирпации симметричной области изучалась внутрикорковая перестройка функций в динамике компенсаторного восстановления функций. Показано расширение зон регистрации фокальных потенциалов после завершения внутрикорковой перестройки до предельного уровня. Скрытые периоды возникновения фокальных потенциалов, сходство в конфигурации на поверхности и в разных слоях соматосенсорной коры интактного полушария у оперированных кошек позволяют допустить, что позитивная волна фокального поверхностного ответа не является следствием глубинных негативных потенциалов.

Ключевые слова: соматосенсорная кора, фокальный потенциал, послыйный анализ

Асратяном [1] и его сотрудниками [5, 11, 12, 13] было установлено, что компенсаторное восстановление функций после различного рода органических поражений центральной нервной системы (ЦНС) протекает как правило, медленно и постепенно и носит характер методической тренировки и научения. Наибольший интерес представляют полученные Э. А. Асратяном и сотрудниками данные относительно последствий экстирпации коры головного мозга на компенсаторные явления. Им удалось показать, что коре больших полушарий головного мозга принадлежит решающая роль в компенсаторной перестройке функций. Однако в этих работах не проводились тонкие внутрикорковые электрофизиологические исследования с целью выяснения роли отдельных слоев коры во внутрикорковых перестройках при органических поражениях ЦНС. Ранее нами было показано [14—16, 18], что после односторонней экстирпации коры соматосенсорной области восстановление функций в основном происходит за счет интактной симметричной области другого полушария. У таких животных (кошки, щенки) внутрикорковая перестройка происходит весьма медленно, постепенно и завершается в течение 6—8 месяцев после оперативного повреждения ЦНС. Сотрудниками нашей лаборатории показано, что после односторонней экстирпации коры соматосенсорной области в интактном отделе при раздражении контра- и ипсилатерального лучевых нервов регистрируются вы-

званные первичные ответы не только соматотопически с фокуса максимальной активности (ФМА), но и далеко за его пределами, и для предельного завершения электрофизиологической картины необходимо 2—2,5 года [18].

Продолжая работы в этом направлении, мы ставили перед собой задачу исследовать особенности электрической активности интактного отдела соматосенсорной коры в динамике внутрикорковой перестройки функций методом записи фокальных потенциалов (ФП) как с поверхности коры интактного отдела, так и с разных слоев коры, а также изучить влияние парных и ритмических импульсов на прочность и завершенность внутрикорковой перестройки.

Материал и методика. Эксперименты были выполнены на 16-ти взрослых кошках массой 2,5—3,5 кг в условиях полухронического (12) и острого (4) опытов под смешанным нембуталово-хлоралозным наркозом (по 30 мг/кг внутривенно). У всех 12-ти подопытных кошек до исследования особенностей изменения электрофизиологической картины соматосенсорной области интактного полушария была произведена односторонняя экстирпация коры соматосенсорной области по методике, разработанной в нашей лаборатории [13].

У всех оперированных животных проведено подробное исследование клинической картины и поведения в динамике компенсаторного восстановления функций до предельного уровня. В разные сроки после операции в условиях полухронического эксперимента изучались особенности изменения электрической активности методом записи ФП. У всех 16-ти животных регистрировались ФП в соматосенсорной области коры интактного полушария на стимуляцию контра- и ипсилатерального лучевых нервов. Для раздражения лучевых нервов использовались биполярные серебряные электроды. Раздражение производилось прямоугольными импульсами тока амплитудой 1,5—3 порога (напряжение стимула 3—4 в, длительность 0,3—0,5 м/сек), подаваемыми со стимулятора ЭСУ-2. Применялись одиночные, сдвоенные и ритмические стимулы. Регистрация электрокорковых ФП осуществлялась монополярно при помощи вольфрамовых микроэлектродов с диаметром кончика 3—4 мкм или стеклянным микроэлектродом с кончиком 2—3 мкм и сопротивлением до 0,5—1 МОм, заполненным 2,5 М раствором хлористого калия. Отводимые ФП подавались на усилитель постоянного тока УПТ-2, затем на усилитель УБП-0203, после чего выводились на экран запоминающего двухлучевого осциллографа С8-11, работающего в ждущем режиме. Запись суперпозированных 5—10 ФП производилась с экрана осциллографа на пленку РФ-3 с помощью приставки ФОР-2. Суперпозированные ФП регистрировали как с фокуса максимальной активности (ФМА), так и за его пределами на расстоянии 6—7 мм, на раздражение контра- и ипсилатеральных лучевых нервов у оперированных и контрольных кошек в условиях острого эксперимента под нембуталово-хлоралозным наркозом с последующим обездвиживанием дитилином и переводом животных на искусственное дыхание. Функциональное состояние подопытных животных оценивали по ЭЭГ, ЭКГ и уровню кровяного давления. Температура животного поддерживалась в пределах нормы (37°). Одним из информативных методов, позволяющих ответить на поставленные выше вопросы, является способ послыного анализа. С этой целью отводящий микроэлектрод погружали в кору до глубины 3 мм при помощи микроманипулятора с последовательной регистрацией ФП через каждые 0,01 мм, начиная от точки касания микроэлектродом коры. Такая же послыная регистрация ФП производилась при выведении микроэлектрода из толщи коры. Исследование лабильности проводилось путем определения частотного диапазона нервных образований и применением сдвоенных импульсов. При гистологическом исследовании, кроме специальных задач, определяли также местонахождение отводящего электрода. Проводили также патолого-анатомический анализ для определения точности экстирпации коры соматосенсорной области. Затем анализировали форму ФП, измеряли амплитуду, длительность отдельных фаз, латентные периоды ответа и пики его компонентов. Амплитудно-временные параметры обрабатывали и составляли соответствующие графики.

Результаты и обсуждение. Фоновая и вызванная электрическая активность мозга соответствует явлениям авторитмичности нервных элементов и реакциям этих элементов на приходящую к ним импульсацию.

Экспериментальный материал, накопленный при электроэнцефалографических исследованиях, убедительно показывает, что изменения фоновой и вызванной электрической активности могут служить хорошим показателем функционального состояния мозга в норме и патологии.

В настоящее время в нейрофизиологической литературе имеются многочисленные данные, касающиеся тех или иных особенностей вызванных ФП в условиях нормы. Что касается сведений о фокальных ответах в патологии ЦНС, то они почти отсутствуют. Между тем исследования в этом направлении расширяют наши знания о локальных патологических изменениях мозга (начальные стадии опухолей и сосудистые изменения мозга). Особое внимание привлекают ФП, возникающие при раздражении периферических соматических нервов в проекционных зонах коры больших полушарий. Фокальные электрические ответы мозга представляют собой суммарную местную реакцию нервных элементов в узких участках мозга в ответ на поступающие залпы импульсов [2, 6, 8—10].

Результаты проведенных опытов показали, что, в отличие от нормальных, у оперированных кошек при раздражении контра- и ипсилатерального лучевых нервов удается регистрировать позитивно-негативные потенциалы не только с ФМА, но и на расстоянии 6—7 мм от него. Амплитудно-временные характеристики этих ФП совпали с литературными данными, латентный период пика амплитуды позитивной фазы равнялся 10—11 мсек, а пика негативной—15—16 мсек. Амплитуда первично-позитивной фазы (200—250 мкв) была меньше, чем негативной (300—350 мкв), но больше вторичной позитивной (75—100 мкв). Как видно на рис. 1, у кошек, спустя 8—10 месяцев после односторонней экстирпации коры соматосенсорной области, как в ФМА, так и за его пределами удавалось регистрировать ФП в виде сложного многофазного ответа позитивно-негативно-позитивной полярности со скрытым периодом 5—6 мсек.

Таким образом, на основании полученного экспериментального материала первой серии опытов можно заключить, что после органического поражения коры соматосенсорной области в симметричном отделе происходят внутрикорковые перестройки функций, в результате чего зоны регистрации ФП расширяются. Результаты в основном согласуются с данными, полученными ранее сотрудниками нашей лаборатории при регистрации первичных вызванных ответов коры соматосенсорной области интактного полушария [12—18]. Сопоставление скрытых периодов возникновения корковых ФП, вызванных раздражением контра- и ипсилатерального лучевых нервов как в ФМА, так и на расстоянии 7—8 мм за его пределами, говорит в пользу того, что эти ФП имеют самостоятельное происхождение.

Небезынтересно, что, в отличие от нормальных кошек, у оперированных (1—2 года после операции) ФП более сложной формы. На осно-

вании полученного большого экспериментального материала и данных литературы можно допустить, что появление и в дальнейшем созревание вторичного позитивного компонента ФП в динамике компенсаторной перестройки, на наш взгляд, показывает степень завершения внутримоз-

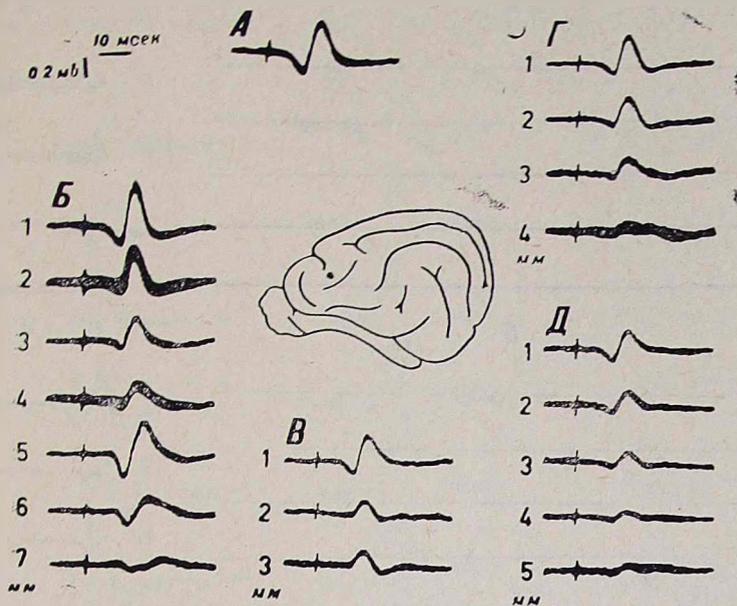


Рис. 1. Топографическое распределение фокальных потенциалов в интактном полушарии соматосенсорной коры у кошек спустя 8 месяцев после односторонней экстирпации симметричной области. А—ФП с ФМА при раздражении контралатерального лучевого нерва; Б, В, Г—ФП при регистрации вокруг ФМА (цифры показывают расстояние от ФМА); Д—при раздражении ипсилатерального лучевого нерва.

говой перестройки функций. Нам кажется, что этот факт заслуживает внимания и должен заинтересовать клиницистов—невропатологов и нейрохирургов.

С целью сравнения степени внутрикоровой перестройки функций у оперированных животных как в ФМА, так и за его пределами на раздражение контра- и ипсилатерального лучевых нервов применяли импульсы разных частот и парные импульсы. Как видно на рис. 2, после завершения внутрикоровой перестройки до предельного уровня при раздражении контралатерального лучевого нерва с различной частотой (1, 3, 7, 15 и 30 герц) заметной разницы между нормальными и оперированными животными не отмечается. Обычно при частоте раздражения 1—3 герц наблюдается некоторое облегчение эффекта второго импульса негативного и вторично-позитивного компонентов, тогда как при применении 7—15 герц ФП у таких кошек претерпевают значительные изменения: первым исчезает эффект вторично-позитивного компонента, заметно понижается негативный и незначительно—позитивный компонент ФП. Эта закономерность сильно выражена у нормальных кошек.

При раздражении импульсами с частотой 30 герц фокальные потен-

циалы полностью исчезают как у оперированных, так и у нормальных кошек. С целью изучения прочности и степени внутрикорковой перестройки функций у кошек, наступающей после односторонней экстирпации коры соматосенсорной области, мы применили также методику раз-

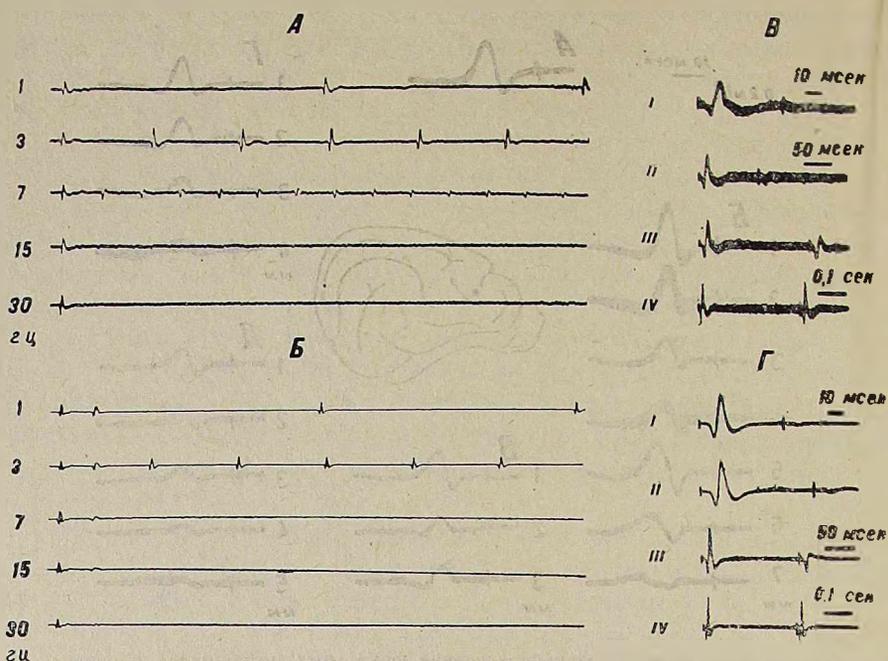


Рис. 2. Фокальные ответы соматосенсорной области коры интактной симметричной стороны при разных частотах раздражения. А—у оперированных, Б—у контрольных кошек. С левой стороны показана частота раздражения (м/сек) контралатерального лучевого нерва парными импульсами у контрольных (В) и оперированных (Г) кошек; показана динамика восстановления ФП при удлинении межсигнальных интервалов.

дражения парными импульсами. Результаты проведенных опытов показали, что после завершения внутрикорковой перестройки (через 1—2 года после операции) почти не удается обнаружить разницы между нормальными и оперированными животными. Так, например, при применении парных стимулов у нормальных кошек впервые позитивный компонент появляется тогда, когда межимпульсный интервал составляет 50—60 мсек, а у оперированных несколько больше—60—70 мсек. Негативный компонент ФП появляется несколько позднее (при интервале 80—90 мсек у нормальных и 100—120 мсек—у оперированных). Первичная положительность второго ФП своими амплитудно-временными характеристиками соответствует первому, когда промежуток времени между двумя импульсами не менее 160—180 мсек. Эти ФП друг от друга не отличаются, когда второй импульс подается через 320—350 мсек после первого. Эти факты дают возможность судить о лабильности нервных образований интактного отдела коры соматосенсорной области после предельного завершения внутрикорковой перестройки, а также понять сложные механизмы внутрикорковой перестройки, которая ле-

жит в основе компенсаторного восстановления функций при патологии ЦНС.

Послойный анализ ФП свидетельствует о различной природе как отдельных компонентов, так и ФП в различных областях и слоях коры мозга в ответ на раздражение контралатерального лучевого нерва у нормальных и оперированных кошек. Как видно на рис. 3, первая пози-

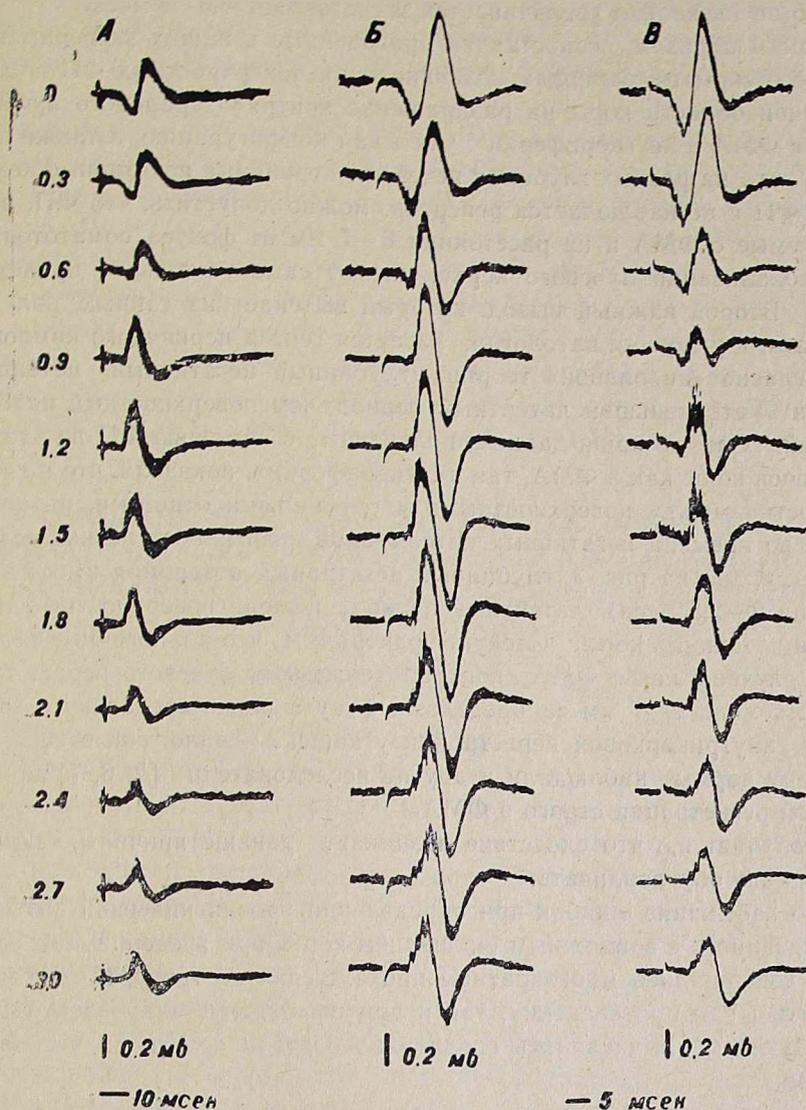


Рис. 3. ФП при отведении от разных слоев коры. А—у контрольных кошек; Б—с ФМА у оперированных кошек, В—на расстоянии 5–7 мм от ФМА на раздражение контралатеральных лучевых нервов. На каждой осциллограмме верхняя кривая—отведение от поверхности коры. С левой стороны цифры указывают на глубину локализации отводящего микроэлектрода.

тивная волна ФП при касании кончика микроэлектрода поверхности коры с амплитудой 200 мкв имеет латентный период 5 мсек. При погружении микроэлектрода на глубину 0,3 мм латентный период состав-

ляет 6—7 мсек, амплитуда—200 мкв, на глубине 0,6 мм амплитуда позитивного компонента падает до 75 мкв, латентный период составляет 6—7 мсек. На глубине 0,9 мм позитивный компонент ФП полностью исчезает, тогда как негативный с амплитудой 300—350 мкв удается регистрировать до уровня 2,1 мм, а затем с несколько меньшей амплитудой (175—250 мкв)—до уровня 3,0 мм, что касается латентного периода, то он несколько увеличивается и составляет 6,3—8 мсек.

Таким образом, сопоставляя приведенные в наших экспериментах данные о скрытых периодах возникновения поверхностных ФП соматосенсорной области коры на раздражение контралатерального лучевого нерва в ФМА и на «периферии», учитывая конфигурацию, а также имея в виду, что на разных глубинах исчезают первичные позитивные компоненты ФП и не наблюдается реверсии, можно допустить, что ФП, регистрируемые с ФМА и на расстоянии 6—7 мм от фокуса соматотопической локализации лучевого нерва, имеют самостоятельное происхождение. Второй важный вывод, который вытекает из данных, полученных нами в условиях патологии, касается генеза первичного компонента. Согласно «дипольной» теории, глубинный негативный потенциал должен иметь меньший латентный период, чем поверхностный положительный. Однако наши данные, полученные с помощью ФП из различных слоев коры как в ФМА, так и с «периферии», показали, что ни «зеркальности» между поверхностными и глубинными ответами, ни опережения во времени негативных потенциалов позитивного не наблюдается. Как видно на рис. 3, глубинный негативный потенциал имеет больший (на 2—2,5 мсек) латентный период, нежели поверхностный позитивный потенциал коры. Следует подчеркнуть, что аналогичные результаты получены как с ФМА контралатерального лучевого нерва, так и на расстоянии 6—7 мм за пределами фокуса после предельного завершения внутрикортковой перестройки у кошек. Аналогичные факты в условиях нормы наблюдали и другие исследователи [2, 6, 7] при послойной регистрации строго в ФМА.

Получается, что следствие возникает раньше причины, которая должна его обуславливать.

Во избежание ошибок при определении уровня инверсии потенциала, связанного с возможным смещением коры, при введении микроэлектрода совершались многократные прохождения по треку, и отсчет производился как при введении, так и при извлечении микроэлектрода. В последующем вычислялись средние показатели одного и нескольких ответов.

Таким образом, с помощью записи фокальных потенциалов нам удалось показать расширение зон их регистрации и самостоятельное происхождение фокальных потенциалов, регистрируемых с ФМА при раздражении контралатерального лучевого нерва и на расстоянии 6—7 мм от соматотопической локализации лучевого нерва.

ԿԱՏՈՒՆԵՐԻ ՍՈՄԱՏՈՍԵՆՍՈՐ ԿԵՂԵՎԻ ԻՆՏԱԿՏ ՇՐՋԱՆԻ
ԷԼԵԿՏՐԱԿԱՆ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ՝
ՍԻՄԵՏՐԻԿ ՇՐՋԱՆԻ ՀԵՌԱՑՈՒՄԻՑ ՀԵՏՈ

Տ. Գ. ՈՒՐԳԱՆՋՅԱՆ, Կ. Վ. ՅԱԿԱՆՅԱՆ

Սոմատոսենսոր կեղևի սիմետրիկ շրջանի հեռացումից հետո ֆոկալ պոտենցիալների գրանցման մեթոդով ուսումնասիրվել են ներուղեղային վերակառուցումները ֆունկցիաների կոմպենսատոր վերակառուցման ղինամիկայում:

Ներուղեղային վերակառուցումներից հետո առաջացել է ֆոկալ պոտենցիալների գրանցման ղոնայի լայնացում՝ մինչև նրա սահմանային մակարդակը: Մաքսիմալ ակտիվության ֆոկուսում գրառված ֆոկալ պոտենցիալների շերտային անալիզի համեմատությունը ցույց տվեց, որ ֆոկալ պոտենցիալներն ունեն առաջացման տարբեր բնույթ: Կարելի է ենթադրել, որ ֆոկալ պատասխանների զրական ալիքը խորը շերտերի բացասական պոտենցիալների արդյունք չի հանդիսանում: Սոմատոսենսոր կեղևի միակողմանի հեռացումից 8—12 ամիս հետո, ի պսիլատերալ ճառագայթային նյարդի զրգոման ժամանակ, գրանցվում են բազմակոմպոնենտային ֆոկալ պոտենցիալներ, ինչպես պրոյեկցիոն շրջանից, այնպես էլ նրա սահմաններից դուրս:

CHANGES IN ELECTRICAL ACTIVITY OF INTACT PART
OF SOMATOSENSORY CORTEX AS REFLECTING INTRACORTICAL
REARRANGEMENT AFTER EXTIRPATION OF ITS SYMMETRICAL
REGION IN CATS

T. G. URGANDJAN, K. V. TSAKANIAN

Intracortical rearrangement of functions in the dynamics of compensatory rehabilitation of functions in somatosensory cortex after extirpation of symmetrical region was studied by means of focal potential technique. Experiments were carried out on acute and semichronical ditillne-immobilized animals under nembutale-chloralose anaesthesia. Latencies, similar configuration of focal potentials recorded from the surface and at various strata of somatosensory cortex of the intact hemisphere in operated cats suggest that the positive wave of the focal response is not the result of deep negative potentials. In cats 8—12 months after unilateral extirpation of somatosensory cortex multicomponent focal potentials to ipsilateral radial nerve stimulation could be recorded both in the projection zone and beyond its limits. Well-pronounced secondary positive component reflected rather accomplished level of intracortical rearrangements of functions.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. М., 1953.
2. Батуев А. С. В кн. Механизмы вызванных потенциалов мозга. Л., 1971.
3. Бахчиева З. Н., Аракелян С. Н. Тр. III съезда Армянск. физиол. общ-ва. Ереван, 1979.

4. Дуринян Р. А. В кн. Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы. М., 1964.
5. Иванова С. Н. Механизмы компенсации двигательных функций после латеральной гемисекции спинного мозга. М., 1980.
6. Кулланда К. М. В кн. Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы. М., 1964.
7. Кулланда К. М. В кн. Интегративная деятельность нервной системы в норме и патологии. М., 1968.
8. Любимов Н. Н. Успехи биол. наук, 11, 12, 3—22, 1980.
9. Ройтбак А. И. Биоэлектрические явления в коре больших полушарий. Тбилиси, 1955.
10. Ройтбак А. И. В кн. Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы. М., 1964.
11. Стефанцов Б. Д. Физиол. журн. СССР, 40, 4, 1954.
12. Урганджян Т. Г. Физиол. журн. СССР, 44, 5, 1958.
13. Урганджян Т. Г. Возрастные особенности компенсаторного восстановления функций. Ереван, 1973.
14. Урганджян Т. Г., Бахчиева З. Н., Асланян В. М. Тр. II съезда Армянск. физиол. об-ва. Ереван, 1974.
15. Урганджян Т. Г., Асланян В. М. Тр. III съезда Армянск. физиол. об-ва. Ереван, 1979.
16. Урганджян Т. Г., Аветисян З. А. Биол. ж. Армении, 34, 6, 1981, 592—598.
17. Урганджян Т. Г., Арикелян С. Н. Мат-лы VIII Всесоюз. конф. по электрофизиологии ЦНС. Ереван, 1980.
18. Цаканян К. В. Тр. III конф. мол. физиол. Закавказья. Ереван, 1981.

«Биолог. ж. Армении», т. 35, № 6, 1982.

УДК 612.8:61.007

ЦИФРОВАЯ ОБРАБОТКА ВЫЗВАННЫХ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Д. С. МЕЛКОНЯН

Предлагается метод цифровой обработки вызванных биоэлектрических реакций для выделения компонентов, связанных с различными источниками потенциалов. Применение метода иллюстрируются примерами обработки постсинаптических потенциалов, электроретинограмм и медленных отрицательных потенциалов прямого ответа коры.

Ключевые слова: нервная система, цифровая обработка, компонентный анализ биоэлектрических реакций.

Наличие мощных систем автоматизации медико-биологических исследований, построенных на базе современных средств цифровой вычислительной техники [2], предоставляет принципиально новые возможности для цифровой обработки данных физиологического эксперимента путем использования ЭВМ не только для первичного количественного анализа экспериментальной информации, но и для моделирования исследуемого процесса или системы. Благодаря этому результатами цифровой обработки могут служить не наборы числовых данных или харак-

теристики, связанные со специальными математическими и физическими понятиями, а параметры и процессы, имеющие конкретный физиологический смысл.

В ранее опубликованных работах [3—5] были представлены методы цифровой обработки вызванных биоэлектрических реакций, доведенные до построения модели процесса. Хотя исследовались различные задачи применительно к разным объектам—возбудительным постсинаптическим потенциалам [3], электроретинограмме [4], медленному отрицательному потенциалу прямого ответа коры [5]—во всех случаях в результате обработки выделялись некоторые физиологически значимые компоненты анализируемой реакции, связанные с механизмами ее формирования. В качестве обязательного элемента в алгоритмах обработки использовались численные методы, реализующие расчет прямых и обратных преобразований Фурье, что позволило исследовать процессы как во временной, так и в частотной областях.

В настоящей работе на основе отмеченных методов вырабатывается общий теоретический подход к решению задач компонентного анализа вызванных биоэлектрических реакций методами цифровой обработки.

Разложение на компоненты. Пусть $y(t)$ анализируемая реакция, вызванная одиночным стимулом, приложенным в момент $t=0$. Предположим, что генез реакции осуществляется под действием N источников, начинающих реагировать под действием стимула в моменты времени $t_n \geq 0$ ($n=1, \dots, N$). Пусть изменение тока или напряжения источника под действием стимула описывается функцией времени $x_n(t)$, в отношении которой принимается:

$$x_n(t) = 0 \text{ при } t < t_n.$$

Будем считать, что в месте регистрации суммарной вызванной реакции n -й источник вызывает процесс (компонент)

$$z_n(t) = T_n \{x_n(t)\}, \quad (1)$$

где $T_n \{ \}$ —оператор, то есть определенный закон, определяющий поведение динамической системы с входной функцией $x_n(t)$ и выходной— $z_n(t)$.

С учетом (1) разложение на компоненты представим в виде:

$$y(t) = \sum_{n=1}^N z_n(t). \quad (2)$$

Это уравнение осуществляет разложение суммарной вызванной реакции на временные компоненты в классическом понимании: вызванная реакция образуется путем алгебраической суммации компонентов; каждый компонент соответствует той же точке регистрации, что и суммарная реакция (функции $y(t)$ и $z_n(t)$ относятся к одной и той же пространственной координате).

Согласно уравнению (1) компонент $z_n(t)$ является опосредованным результатом действия источника $x_n(t)$. Именно источники, пространственно локализованные, в общем случае вне области, в которой производится регистрация, определяют закономерности генеза суммарной ре-

акции. Поэтому целесообразно, помимо (2), ввести компенсаторное разложение.

$$y(t) = \sum_{n=1}^N T_n \{x_n(t)\}, \quad (3)$$

рассматривая функции $x_n(t)$ так же, как некоторые компоненты-источники реакции.

Задачей рассматриваемой методологии цифрового компонентного анализа является представление исходной суммарной реакции в виде разложений (1) и (3). Возможности решения такого рода задач, а также методы решения зависят от ряда факторов. Из них отметим следующие: 1) особенности стимула и реакции, 2) данные о числе и характеристиках источников, 3) данные о свойствах операторов $T_n \{ \}$.

Возможности получения такого рода данных неразрывно связаны с особенностями исследуемых физиологических задач, которые, как правило, не могут решаться с помощью идентичных расчетных процедур. Тем не менее возможно построение достаточно общих расчетных алгоритмов, предусматривающих реализацию различных вычислительных схем в зависимости от характера исходных данных.

Как показали результаты ранее выполненных исследований [3—5] основным различительным свойством компонентов вызванных биоэлектрических реакций нервной системы, использование которого позволяет успешно решать рассматриваемые задачи, является различие в частотных характеристиках компонентов. Поэтому первым этапом в рассматриваемом подходе является этап цифрового спектрального анализа с помощью которого в рассмотрение вводятся частотные характеристики исследуемых процессов.

Цифровой спектральный анализ. С помощью методов цифрового спектрального анализа на ЭВМ реализуется приближенный расчет комплексного спектра, определяемого прямым преобразованием Фурье

$$Y_T(jf) = R_T(f) - jI_T(f) = \int_0^T y(t) e^{-j\omega t} dt, \quad (4)$$

где $j = \sqrt{-1}$, f —частота, $[0; T]$ —интервал, на котором анализируется функция $y(t)$.

Непосредственно вычисляются действительная $R_T(f)$ и мнимая (I) частотные характеристики, по которым рассчитываются амплитудная, логарифмическая амплитудная, фазовая и другие типы частотных характеристик.

Исходными данными для цифрового спектрального анализа служат дискретные отсчеты $y_k = y(t_k)$, заданные в конечном числе точек на интервале $[0; T]$. Вопросы выбора шага дискретизации и рационального расчетного алгоритма при обработке вызванных реакций рассматривались в работе Газаряна, Мелконяна [1]. С учетом последующих результатов [4] представляется рациональным следующий принцип цифрового расчета спектральных характеристик.

Над массивом исходных данных, представляющих равноотстоящие отсчеты функции $y(t)$ (данные с выхода аналого-цифрового преобразователя, цифрового осциллографа или усреднителя), с помощью одного из стандартных методов [6] выполняется процедура сокращения избыточности данных, использующая для восстановления по дискретным отсчетам метод кусочно-линейной аппроксимации сопрягающимися отрезками прямых. По неравноотстоящим отсчетам с помощью алгоритма, реализующего метод кусочно-линейного преобразования Фурье (КЛПФ), для логарифмических шкал частот рассчитываются частотные характеристики. Предусматривается возможность расчета частотных характеристик по интервалам разной длины (текущие спектры—интеграл вида (4) при разных значениях T), взятым от начала регистрации процесса.

Выделение компонентов в частотной области. Различные компоненты реакции, как правило, соответствуют резонансным пикам для разных частот в картинах частотных спектров [3—5]. Для разделения компонентов в работе Мелконяна и др. [4] предложена компонентная функция следующего вида:

$$\xi(f) = \mu(f) + \sum_{j=2}^{N-1} \xi_j(f) + \nu(f), \quad (5)$$

где

$$\mu(f) = \alpha(f; f_1; n_1), \quad \nu(f) = \beta(f; f_{N-1}; n_{N-1}),$$

$$\xi_j(f) = \beta(f; f_{j-1}; n_{j-1}) + \alpha(f; f_j; n_j),$$

$$\beta(f; f_j; n_j) = 1 - \alpha(f; f_j; n_j),$$

$$\alpha(f; f_j; n_j) = \left[1 + \left(\frac{f}{f_j} \right)^{2n_j} \right]^{-\frac{1}{2}} \text{— функция Баттерворта,}$$

$$f_j > f_{j-1} \quad (j = 2, \dots, N)$$

Умножение компонентной функции на частотную характеристику обеспечивает разложение на компоненты, принадлежащие различным частотным диапазонам. При этом параметры фильтров, входящих в (5), выбираются согласно диапазонам частот, соответствующих различным резонансным пикам.

Анализ компонентов-источников. Расчет n -го компонента—источника может быть выполнен, если задан соответствующий оператор. Действительно, обозначим частотную характеристику, соответствующую n -му оператору (n -й системе) через $T_n(j\omega)$. Тогда, если система линейна и стационарна, комплексный спектр n -го компонента-источника

$$X_n(j\omega) = Z_n(j\omega)/T_n(j\omega), \quad (6)$$

где $Z_n(j\omega)$ —комплексный спектр функции $z_n(t)$.

Математическое описание n -го оператора, а также некоторые параметры передаточной функции могут уточняться по логарифмическим амплитудным частотным характеристикам, соответствующим компоненту $z_n(t)$ [3].

Другой круг задач возникает, если компонент-источник задан в виде известной функции времени. Тогда на основании его комплексного спектра может быть вычислена частотная характеристика системы (принимается линейной, стационарной), описываемой n -м оператором

$$T_n(j\omega) = Z_n(j\omega)/X_n(j\omega). \quad (7)$$

Расчет компонентов во временной области. Расчет временных компонентов $z_n(t)$ и $x_n(t)$ осуществляется по мнимым составляющим комплексных спектров $Z_n(j\omega)$ и соответственно $X_n(j\omega)$ путем численного расчета обратного синус-преобразования Фурье. Процедуры расчетов строятся на основе алгоритма, реализующего метод КЛПФ [1].

Примеры. Проиллюстрируем конкретные применения рассмотренных цифровых методов для типовых задач обработки вызванных биоэлектрических процессов.

Разложение на компоненты согласно (1). К этой задаче сводится разделение электроретинограммы (ЭРГ) человека, вызванной вспышкой света, на осцилляторный потенциал (ОП) и низкочастотный компонент [4]. В процессе компонентного анализа в частотной области выполняется разделение частотной характеристики ЭРГ на два диапазона, сопрягающихся при частоте 100 гц. Далее по этим компонентам рассчитываются временные составляющие. Высокочастотный компонент соответствует ОП, выделенному в «чистом виде».

Расчет компонента-источника. Эта задача может быть проиллюстрирована примером расчета постоянных времени и субсинаптических токов по кривым постсинаптических потенциалов [3]. Обработываемой функцией является кривая возбудительного постсинаптического потенциала $U(t)$, отводимого методом внутриклеточной регистрации. Искомым является субсинаптический ток $I(t)$. Передаточная функция системы, связывающей $I(t)$ (вход) и $U(t)$ (выход), хорошо аппроксимируется апериодическим звеном (параллельное соединение элементов R_m и C_m). С помощью рассматриваемого метода рассчитывается постоянная времени мембраны $T_m = R_m \cdot C_m$ и кривая субсинаптического тока $I(t)$ (компонент-источник).

Расчет характеристик операторов $T_n\{ \}$. Исследуется связь компонентов медленного отрицательного потенциала (МОП) прямого ответа коры с вероятными источниками МОП—глиальными клетками и пирамидными нейронами [5]. С помощью цифрового компонентного анализа выделены два основных компонента МОП. Кривые глиальной деполаризации и тормозных постсинаптических потенциалов рассматриваются как компоненты-источники. Исследование свойств операторов показало, что компоненты $z_1(t)$ и $x_1(t)$ глиального происхождения совпадают с точностью до постоянного множителя, то-есть система, описываемая оператором $T_1\{ \}$, осуществляет умножение входной функции на постоянный коэффициент. Между соответствующими компонентами нейронного происхождения осуществляются более сложные взаимодействия, описываемые динамическими закономерностями.

ՆՅԱՐԳԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԳԻ ՀԱՐՈՒՑՎԱԾ ԿԵՆՍԱԷԼԵԿՏՐԱԿԱՆ
ՌԵԱԿՑԻԱՆԵՐԻ ԹՎԱՅԻՆ ՄՇԱԿՈՒՄԸ

Դ. Ս. ՄԵԼԿՈՆԻԱՆ

Առաջարկվում է հարուցված կենսաէլեկտրական ռեակցիաների մշակման
թվային մեթոդ, որը հնարավորություն է տալիս առանձնացնել պոտենցիալ-
ների տարբեր աղբյուրների հետ կապված բաղադրիչներ: Մեթոդի կիրառում-
ները ցույց են տրված հետսինապսային պոտենցիալների, էլեկտրացանցե-
նագրի, կեղևի ուղիղ պատասխանի դանդաղ բացասական պոտենցիալների
մշակման օրինակներով:

DIGITAL PROCESSING OF EVOKED BIOELECTRIC REACTIONS
OF THE NERVOUS SYSTEM

D. S. MELKONIAN

The method for digital processing of evoked bioelectric reactions
is presented to pick out components related with different sources of
potentials. The applications of the method are illustrated by examples
dealing with processing of postsynaptic potentials, electroretinograms,
slow negative potentials of the direct response of the cortex.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Газарян А. А., Мелконян Д. С. Автометрия, 6, 93—100, 1979.
2. КАМАК — системы автоматизации в экспериментальной биологии и медицине. Под ред. Ю. Е. Несгерихина. Новосибирск, 1978.
3. Мелконян Д. С., Мелконян А. А., Мкртчян О. А., Саркисян Д. С., Хондकारян Н. С. В сб.: Нейронные механизмы интегративной деятельности мозжечка. 242—246, Ереван, 1979.
4. Мелконян Д. С., Адамян С. Г., Арешян Т. Г., Роолайд Х. А., Шамишинова А. М. Докл. АН АрмССР, 73, 3, 186—191, 1981.
5. Ройтбак А. А., Фанарджян В. В., Мелконян Д. С., Мелконян А. А. Нейрофизиология, 14, 1, 76—84, 1982.
6. Biomedical Telemetry. Ed. C. A. Cacers. A. P., 1965.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 6, 1982

УДК 612.821.6

УСЛОВНЫЕ ДВИГАТЕЛЬНЫЕ ПИЩЕВЫЕ РЕФЛЕКСЫ
ПРИ ПОВРЕЖДЕНИИ БЕЗЫМЯННОЙ СУБСТАНЦИИ

Т. В. ХАНАМИРЯН, М. Х. МИКАЕЛЯН, Л. С. ГАМБАРЯН

Методом двигательных условных пищевых рефлексов изучалась роль и удельное значение безымянной субстанции в афферентном синтезе. Показано, что это образование принимает участие в оперативной памяти, а следовательно, в механизмах афферентного синтеза и принятия решения.

Ключевые слова: безымянная субстанция, подкорковые образования, афферентный синтез.

Безымянная субстанция (*substantia innominata*) является глубинным образованием мозга, занимающим область, расположенную ниже стриопаллидарной системы. Одни авторы включают ее в состав предамигдаллярной области, бледного шара [11, 15] или считают ростральным продолжением ретикулярной формации [10], другие принимают безымянную субстанцию за отдельную самостоятельную структуру. Морфологически установлено, что безымянная субстанция имеет связи с префронтальными и лобными отделами коры головного мозга [12, 16], а также получает афференты от бледного шара, хвостатого ядра, скорлупы, амигдалы, каудального и латерального гипоталамуса и черной субстанции [7, 11, 13, 16]. В наших исследованиях методом вызванных потенциалов показано, что безымянная субстанция связана с архи-, палео- и неостриатумом [5].

Отчетливого представления о функциях безымянной субстанции в доступной нам литературе не встречается. Одни исследователи приписывают ей вегетативные функции [8], другие, на основании сравнительно-анатомических данных отвергая существующее мнение о ее обонятельной функции [3], считают, что безымянная субстанция регулирует мотивационные и эмоциональные процессы [2, 14].

Наряду с этим в научной литературе отсутствуют сведения о роли безымянной субстанции в поведении животных. Впервые о роли этого образования в механизмах формирования и осуществления приобретенных двигательных пищевых рефлексов пишет Ханамирян [4], согласно которой билатеральное неполное разрушение безымянной субстанции почти не влияет на натуральные условные рефлексы. Ею выявлены лишь незначительное удлинение латентного периода и времени двигательной реакции, а также ряд нарушений двигательной пищевой активности (афагия, адинамиа).

Учитывая изложенное, нами экспериментально изучались пищевые двигательные условные рефлексы на искусственный раздражитель.

Материал и методика. Опыты проводились на 12 взрослых кошках массой 2,3—3,4 кг. Животные были разделены на две группы. У первой группы (6 кошек) вырабатывались условные рефлексы и затем производилось билатеральное повреждение безымянной субстанции, у второй (6 кошек)—сначала повреждалась безымянная субстанция, а затем вырабатывались условные рефлексы. Выработка последних производилась по методике двигательных пищевых рефлексов с выбором стороны подкрепления.

Животные помещались в камеру, которая имела две кормушки (правую и левую). Кошки обучались на один сигнал (звонок) подходить к левой кормушке и нажимать на педаль для автоматического получения пищи, а на другой (метроном)—к правой. Наша методика в отличие от классических павловских методик, согласно которым животному навязывалась вся программа действий, заранее предусмотренная экспериментатором, позволяла перейти к такому способу выработки рефлексов, в котором животное получало определенную степень свободы в избрании стратегии поведения. Иными словами, мы отказались от автоматизированных форм поведения животных и перешли к таким, которые можно квалифицировать как «разумные», т. е. кошкам предоставлялась возможность выбора стороны подкрепления.

Билатеральное разрушение безымянной субстанции производилось электролитически по координатам стереотаксического атласа кошки [6] $F=14,5$; $L=5$; $H=7$, током 4—5 ма в течение 40—50 сек. Результаты исследования контролировались морфологически (рис. 1) и обрабатывались статистически.

Результаты и обсуждение. Опыты показали, что билатеральное повреждение безымянной субстанции приводило к нарушению движений (угнетению безусловных и условных рефлексов) и акта еды (афагия). Однако на третий день после операции кошки уже могли встать на ко-

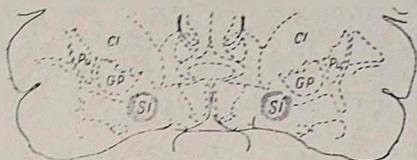


Рис. 1. Пример степени повреждения безымянной субстанции.

нечности и, пошатываясь, ходить. В этот период у них еще сохранялась некоторая слабость реакций касания, пищу самостоятельно они отказывались брать, а мясо, вложенное в пасть, прожевывали и проглатывали с трудом. Эти явления проходили на 4—5-й день. Как только животные начинали самостоятельно есть, их брали в опыт. У животных с выработанными до операции условными рефлексами на метроном и на звонок после операции последние оказывались угнетенными. Для их восстановления требовалось в среднем 44 сочетания (табл.). Однако

Таблица

Условные рефлексы до и после билатерального повреждения безымянной субстанции

№ кошек	скорость выработки УР (количество проб)	До операции			правильный выбор стороны подкрепления, %	скорость восстановления УР (количество проб)	После операции			
		латентный период, сек.		на звонок			латентный период, сек.		на метроном	правильный выбор стороны подкрепления, %
		на звонок	на метроном				на звонок	на метроном		
1	7	1,62±0,08	2,21±0,07	98	53	3,8±0,14	5,1±0,13	55		
2	9	3,50±0,10	2,60±0,14	99	1	4,3±0,12	4,2±0,10	50		
3	10	3,70±0,06	3,60±0,13	99	60	5,3±0,10	5,5±0,11	60		
4	11	3,2±0,05	3,30±0,10	97	71	5,8±0,1	5,9±0,10	55		
5	4	2,70±0,06	2,50±0,11	99	45	4,2±0,08	4,1±0,10	57		
6	8,2	2,92±0,07	2,84±0,11	98,4	44	4,7±0,11	5,0±0,11	55,4		

только в 55,4% случаев животные правильно выбирали сторону подкрепления (рис. 2). При этом латентный период удлинялся вдвое (табл. и рис. 2). Если до операции в среднем латентный период условного рефлекса на метроном равнялся 2,84 сек, на звонок—2,92 сек, то после операции они соответственно равнялись 4,7 и 4,96 сек. Помимо изложенного, мы наблюдали у животных нарушение массы, которая в результате восстановления безусловного пищевого рефлекса (пищевой мотивации) несколько повышалась на 4—5-й день после операции и вновь падала на 12—13-й день. Это связано, с тем, что, осуществив условнодвигательную реакцию, кошка не брала мясо. Вне камеры кошки также не ели.

Последнее можно объяснить тем, что на 7—10-й дни продолжается распад и перерождение ткани безымянной субстанции и ухудшение пищевой мотивации. После операции у животных незначительно изменялась двигательная активность. Если до операции животное совершало в среднем 1,62 межсигнальных реакций, то после операции, когда у него восстанавливались рефлексы, межсигнальная активность достигала 1,2. Тренировка животных в течение трех месяцев и более мало сказывалась на динамике выбора стороны подкрепления. Животные в 40—50% случаев ошибочно выбирали сторону подкрепления.

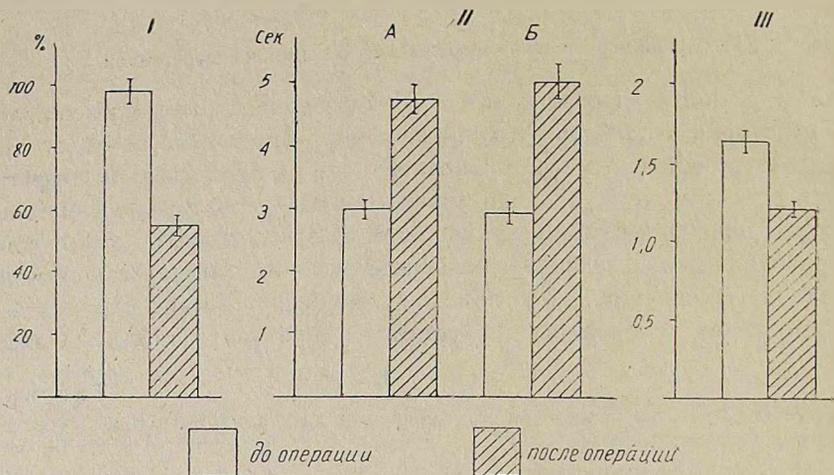


Рис. 2. Динамика показателей условнорефлекторной деятельности: 1—правильный выбор стороны подкрепления; 2—латентные периоды ответа, (А—на звонок; Б—на метроном); 3—межсигнальная активность, (средние данные).

При выработке у кошек условных рефлексов после билатерального повреждения безымянной субстанции приходилось применять условные раздражители с подкреплением в среднем 205 раз. Иными словами, выработка реакции выбора стороны подкрепления происходила в три раза медленнее, чем у интактных животных. В этом случае выбор стороны подкрепления осуществлялся в среднем в 70% случаев. Здесь латентный период в среднем равнялся 5,9 сек, межсигнальная активность—0,8.

Таким образом, билатеральное повреждение безымянной субстанции в начальном периоде приводит к резкому угнетению безусловнорефлекторной и условнорефлекторной деятельности. Эти нарушения в той или иной степени проходят после соответствующей тренировки. Опыты показывают, что условные рефлексы, выработанные до операции, восстанавливаются и вырабатываются новые, однако этот процесс протекает значительно медленнее.

Тот факт, что восстанавливаются безусловные и условные пищевые рефлексы, говорит о том, что пищевая мотивация, угнетенная в начальном периоде после операции, затем приближается к норме. Животные на пищевые сигналы дают четкую безусловную и условную реакции. Нарушенным оказывается другой механизм мозговой деятельности, а именно выбор стороны подкрепления.

Естественно, возникает вопрос, что же повреждено у животных?

Мы видели, что как в первой, так и во второй серии опытов, животные, реагируя на пищевые сигналы, не всегда правильно выбирают сторону подкрепления. Попытаемся разобраться в причинах. Как известно, каждый из условных сигналов является пищевым и несет в себе две информации. Одна из них является стабильной, связана с пищевой мотивацией и распознается кошками легко. Вторая—имеющая отношение к стороне подкрепления, во многих случаях кошками воспринимается неправильно. Животные путают стороны подкрепления. Распознавать же эти половины сигналов кошки могут путем сопоставления налично действующего сигнала со следами, хранящимися в памяти. Если стабильная часть сигнала легко распознается путем сличения, то вторая часть, которая является нестабильной и всегда вносит определенный фактор новизны, узнается с трудом. Весь этот процесс в свое время нами был охарактеризован как оперативная память. Мы склонны поэтому думать, что у животных с билатеральным повреждением безымянной субстанции нарушается именно этот механизм памяти в условиях неопределенности [9]. Поэтому животные правильно распознают пищевые сигналы, т. е. информацию от первой половины раздражителя, но с большим трудом—вторую половину. Это выражается в том, что вдвое удлиняется латентный период (процесс «думания») и не всегда сопоставление внешней и внутренней информации (память) завершается правильной оценкой второй половины раздражителя.

В связи с этим Анохин [1] писал: «афферентный синтез был бы невозможным, если бы совокупность обстановочных и пусковых раздражений не была тесно связана с прошлым опытом животного, отложенным в аппарате его памяти», (стр. 164).

Институт зоологии АН Армянской ССР,
лаборатория физиологии поведения животных

Поступило 8.II 1982 г.

ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՇԱՐԺՈՂԱԿԱՆ ՍՆՆՊԱՅԻՆ ՌԵՖԼԵՔՍՆԵՐԸ
ԱՆԱՆՈՒՆ ԳՈՅԱՑՈՒԹՅԱՆ ՎՆԱՍՄԱՆ ԴԵՊՔՈՒՄ

Տ. Վ. ԽԱՄԱՄԻՐՅԱՆ, Մ. Խ. ՄԻԿԱԵԼԻԱՆ, Լ. Ս. ԳԱՄԲԱՐԻԱՆ

Կատոնների մոտ պայմանական շարժողական սննդային ռեֆլեքսների մեթոդով ուսումնասիրվել է անանուն գոյացության նշանակությունը աֆերենտ սինթեզում: Ցույց է տրվում, որ այս գոյացությունը մասնակցում է օպերատիվ հիշողության մեխանիզմում, հետևաբար և աֆերենտ սինթեզի ու որոշման բնույթման մեխանիզմում:

CONDITIONED MOTOR ALIMENTARY REFLEXES AFTER
THE DESTRUCTION OF THE SUBSTANTIA INNOMINATA

T. V. KHAMAMIRIAN, M. Kh. MIKAELIAN, L. S. GAMBARIAN

The role of the substantia innominata in the afferent synthesis in cats by the method of the conditioned reflexes has been studied. It was

shown that this structure participates in the operative memory and so in the mechanisms of the afferent synthesis and adoption of decision.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Анохин П. К. В кн.: Узловые вопросы теории функциональной системы. 197. М., 1980.
2. Богомолова Е. М. В кн.: Физиология и патофизиология лимбико-ретикулярной системы. 142—147, М., 1971.
3. Линченко Н. М. В сб. работ, посвящ. 70-летию проф. К. К. Сеппа. 37, М., 1948.
4. Ханамирян Т. В. Биолог. ж. Армении, 33, 9, 1015, 1980.
5. Ханамирян Т. В., Казарян А. Г., Гарибян А. А., Гамбарян Л. С. Физиол. ж. СССР, 63, 1, 13—18, 1982.
6. Avendano C., Reinoso-Suarez H. Stereotaxic atlas of the cat's amigdala, hypothalamus and preoptic region. Madrid, 1975.
7. Carpenter M. B., Strominger N. H. Amer. J. Anat., 127, 47—72, 1967.
8. Foix Ch. et Nicolesco J. Le noyau gris central et la region mesencephalique — optique. Paris, 1925.
9. Gambarian L. S. The Behavioral and Brain Sciences, 2, 3, 329—330, 1979.
10. Heimer L., R. D. Wilson in Santini M. Ed., Golgi Centennial Symposium, Perspectives in Neurology. Raven Press, 177—193, New-York, 1975.
11. Kievel S., Kuypers H. G. J. H. Brain Res., 85, 261—266, 1975.
12. Krettek J. E., Price J. L. J. Comp. Neurol., 178, 225—253, 2, 1978.
13. Leichnetz G. R., Astruc J. Exptl. Neurol., 54, 104—109, 1977.
14. Rolls E. T., Sanghera M. K. Roper-Hall A. Brain Res., 121—135, 164, 1979.
15. Tombol T., Szavranska-Kosmal. Acta neurobiol. exp., 32, 4, 825—849, 1972.
16. Troiano R., Siegel A. Exptl. Neurol., 61, 1, 198—214, 1978.

«Биолог. ж. Армении», т. 35. № 6, 1982.

УДК 612.83;612.015.1;616.8—089;616.8—091.8;616.8—085.83

ФЕРМЕНТОТЕРАПИЯ ПРИ ПОВРЕЖДЕНИЯХ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Л. А. МАТИНЯН, А. Г. АЛЛАВЕРДЯН, Р. А. ЧИЛИНГАРЯН,
Л. С. МАРКОСЯН, Ш. В. ГРИГОРЯН

Показано положительное влияние ферментотерапии при органических повреждениях спинного мозга (в эксперименте и клинике) на неврологических больных с корешковым синдромом.

Ключевые слова: ферментотерапия, спинной мозг, корешки.

Одной из актуальных и важных проблем медицинской науки является разработка новых эффективных способов лечения такого весьма тяжелого недуга человеческого организма, как органические травматические повреждения спинного мозга. Это становится понятным, если учесть тяжесть клинической картины, высокую смертность, слабую результативность лечебных воздействий при этой довольно часто встречающейся патологии.

Следует отметить, что наибольший удельный вес в структуре неврологических заболеваний занимают заболевания периферической нервной системы, в частности пояснично-крестцовые и шейные радикулиты, нередко приводящие к временной и стойкой потере трудоспособности. Лечение этих заболеваний, а также повреждений зрительных путей требует дальнейшего изучения. Л. А. Орбели придавал важное значение разработке вышеуказанной проблемы, считая, что путем определенных воздействий можно создать условия для регенерации внутрицентральных нервных путей и восстановления нормальных взаимоотношений внутри поврежденной центральной нервной системы (ЦНС). Это видно как из работ Л. А. Орбели [17], так и его высказываний при научных консультациях, даваемых Л. А. Матиняну в 1953—1957 годах. По инициативе Л. А. Орбели, как отмечает в своих воспоминаниях Уиндл [35], в Советском Союзе был переведен с английского языка на русский сборник по регенерации ЦНС и налажено производство препарата пирогенала, времени способствующего регенеративным процессам в ЦНС. Л. А. Орбели с сожалением отмечал, что в этом вопросе имеются лишь наметки.

Потребность в новых эффективных лечебных препаратах давно уже ощущается в медицине. Такими средствами оказались ферменты, играющие весьма важную роль в жизнедеятельности организма в норме и патологии. Однако до последнего времени все еще не ведется углубленных исследований эффективности разных ферментных препаратов, их сочетаний и способов воздействий как в неврологии вообще, так и в нейрохирургии, особенно при повреждениях спинного мозга, а также в невропатологии при поражениях периферической нервной системы.

В поисках путей борьбы с быстрым формированием мозгового рубца, создания благоприятных условий для роста нервных волокон и их стимуляции были использованы ферментные препараты как гиалуронидазного (лидаза, гиалуронидаза), протеолитического (трипсин, эластаза) действия, так и нуклеазного (рибонуклеаза).

Материал и методика. Согласно описанной методике [3, 10, 11, 14], опыты ставились на белых крысах, подвергнутых перерезкам спинного мозга (полной, латеральной, дорзальной). Всего было оперировано 742 животных, 538 подопытных, получавших ферментотерапию, и 204 контрольных, не получавших ферментов. Полная хордотомия была сделана 579 животным (429 подопытных, 150 контрольных), латеральная гемисекция—103 (64 подопытных, 39 контрольных), дорзальная гемисекция—60 (45 подопытных, 15 контрольных). В работе использовались клинические, макро- и микроэлектрофизиологические, гистоморфологические, электронномикроскопические методы изучения, а также метод математической статистики.

Результаты и обсуждение. Исследования с латеральной гемисекцией спинного мозга [11] показали, что у подопытных животных, получавших местно в поврежденную область ферментные препараты гиалуронидазного действия, наблюдается гораздо лучше выраженное функционально-структурное состояние спинного мозга, чем у контрольных. Оно выражается в быстром прохождении соматических нарушений, слабее выраженных воспалительных и деструктивных процессах и хорошо представленных прорастаниях новообразованных нервных волокон сквозь слабо выраженную рубцовую ткань.

Изучение влияния изолированного и комплексного применения ферментов протеазного (трипсин) и нуклеазного (рибонуклеаза) действия на функционально-структурную картину спинного мозга животных показало, что наиболее эффективно сочетанное введение трипсина и рибонуклеазы, затем—изолированное применение рибонуклеазы и третьетолько трипсина [14].

Исследования функционально-структурного состояния спинного мозга после его полной поперечной перерезки показали, что в отличие от контрольных животных, у подопытных особей в зависимости от применявшихся ферментных препаратов (лидаза, гиалуронидаза, трипсин, эластаза), их сочетаний и способов введений создаются в большей или меньшей степени благоприятные условия для стойкого восстановления функций. Это выражается в том, что у таких животных (сравнительно с контрольными) лучше выражена васкуляризация, меньше испещренности, быстрее протекают воспалительные процессы, реже бывают полосты, мозговой рубец менее выражен, рыхлый и с меньшим содержанием гиалуроновой кислоты, для растущих аксонов образуется более проницаемая среда, разделяющая культю перерезанного спинного мозга [11, 30]. Все это является благоприятным условием для восстановления морфологических элементов нервной ткани, обеспечивающей проводимость как афферентных, так и эфферентных импульсов через поврежденный участок спинного мозга. Клинические, электрофизиологические, гистологические и гистохимические исследования взаимно подтверждали друг друга. При лучшем восстановлении вегетативно-соматических функций слабее проявлялись воспалительные, деструктивно-рубцовые изменения в поврежденном мозгу, лучше была его васкуляризация, меньше образовывалось гиалуроновой кислоты, обильнее было прорастание нервных волокон через слабо выраженную рыхлую ткань, быстрее и лучше проводились импульсы через поврежденный участок спинного мозга. При худшем восстановлении функций наблюдалась обратная картина. Наилучшие результаты в отношении числа животных с восстановленной функцией при соответствующей структурно-функциональной картине в поврежденном участке спинного мозга с большей продолжительностью их жизни были получены при комбинированном введении разных ферментных препаратов: гиалуронидазы, затем трипсина, трипсина, затем эластазы [11].

С учетом особенностей иммобилизованных ферментов [2, 5] была иммобилизована гиалуронидаза на растворимом сополимере поливинилпирраллидона и акрелейна. Исследования показали, что последняя не вызывает каких-либо отклонений от нормы поведенческих реакций и вегетативно-соматических функций у животных. В отличие от нативной (свободной) гиалуронидазы, иммобилизованная форма способствует восстановлению функций поврежденного спинного мозга при введении вдали от очага повреждения. Полученные нами данные о благоприятном влиянии ферментотерапии на восстановительные процессы поврежденного спинного мозга были подтверждены экспериментально (на крысах, кошках) отечественными [1, 7, 8, 21, 22] и зарубежными [26—28, 32—34] исследователями.

Учитывая изложенные результаты экспериментов, в нейрохирургической клинике Ермединститута были проведены исследования на 111-ти больных с тяжелой вертебро-спинальной травмой [19, 31]. Эти больные получали комплексное лечение, включающее оперативное вмешательство и применение ферментных препаратов гиалуронидазного (лидаза) и протеолитического (трипсин) действий. Заметный положительный результат наблюдался у 2/3 больных, т. е. улучшались двигательные, трофические и отчасти чувствительные функции, причем у 38-ми больных наблюдалось дальнейшее нарастание активности в выработке способности самостоятельного передвижения, из них у 16-ти—почти полное восстановление двигательных функций.

Наиболее благоприятное воздействие оказывало раннее применение ферментных препаратов, особенно после операции, прежде всего при ушибах спинного мозга с частичным выпадением функций. При поражении грудного и поясничного отделов спинного мозга положительный эффект получен у 3/4 части больных, при травме шейного и шейно-грудного отдела—у 1/4. Электромиографически по ходу применения ферментных препаратов выявлено изменение функционального состояния нервно-мышечного аппарата с улучшением проведения возбуждения по травмированному спинному мозгу. Таким образом, эффективность ферментотерапии подтвердилась в клинической практике, и она успешно применялась отечественными нейрохирургами на больных с травматическими повреждениями спинного мозга [4, 7, 9, 16, 20, 23, 29].

Учитывая преимущества электрофоретического метода введения ферментов сравнительно с парентеральным [6], были проведены физико-химические исследования фореза нативного и иммобилизованного трипсина под действием гальванического, диадинамических и синусоидальных модулированных токов (СМТ). Установлено [12, 13], что нативный трипсин имеет положительную полярность, проникает через полупроницаемую мембрану и его ферментативная активность повышается. Трипсин, иммобилизованный на растворимом сополимере винилпирролидона и акрелена, по сравнению с нативным, обладает большей устойчивостью и термостабильностью.

Учитывая вышезложенные исследования, на 538 больных остеохондрозом позвоночника с корешковым синдромом изучалась эффективность диадинамо- и СМТ-фореза трипсина, согласно описанной методике [34, 35]. Из общего числа 321 больной страдал поясничным остеохондрозом с пояснично-крестцовым радикулитом (ПКР) и 217 больных—остеохондрозом шейного отдела с шейным радикулитом (ШР). Больные находились в подострой стадии или в стадии неполной ремиссии. Диадинамофорез трипсина (ДДТ) получали 247 больных, форез трипсина посредством синусоидальных модулированных токов—291 больной. В каждой основной группе имелись контрольные группы больных, получавших соответственно диадинамические и синусоидальные модулированные токи.

В литературе отсутствуют сведения о лечебном действии диадинамо- и СМТ-фореза трипсина при лечении этой патологии.

После проведенного курса лечения отмечались положительные сдвиги в динамике клинико-неврологических симптомов. При лечении ДДТ-форезом трипсина результаты оказались лучше, чем при СМТ-форезе. Так, при лечении ДДТ-форезом трипсина с улучшением закон-

чили курс лечения 85% больных ПКР и 78% больных шейным радикулитом, а при лечении СМТ-форезом трипсина—56 и 44% соответственно.

Диско-вазальным конфликтом, наступающим при остеохондрозе позвоночника, обуславливается состояние сосудистой системы конечностей у больных. Анализ реографических показателей выявил у них нарушение периферического кровообращения, выражающееся в повышении сосудистого тонуса, ухудшении упруго-вязких свойств артериальной стенки, снижении кровенаполнения с асимметрией у большинства из них. После проведенного лечения наблюдались положительные сдвиги в реовазограммах плеч и голей, выражающиеся в понижении тонуса, асимметрии кровенаполнения и достоверном увеличении амплитуды реографической волны до $0,08 \pm 0,001$ (при норме 0,1 ом).

Исследование биоэлектрической активности мышц методом электромиографии (ЭМГ) имеет важное значение при заболеваниях периферической нервной системы, так как является объективным критерием восстановления периферического нерва и оценки эффективности лечения. Исследование электромиограмм с использованием глобальной ЭМГ икроножной, переднебольшеберцовой, двуглавой и трехглавой мышц у больных ПКР и ШР в 77 и 69% случаев соответственно выявило I тип ЭМГ (по классификации Ю. С. Юскевич), в остальных случаях отмечены II и III типы, что проявляется в появлении уреженных биопотенциалов, на фоне которых возникают спайковые разряды. Это говорит не только о поражении периферического мотонейрона, но и заинтересованности мотонейронов переднего рога.

После лечения в пораженных мышцах отмечалось увеличение амплитуды биопотенциалов, их учащение, нормализация электромиограмм. В то же время обнаружено увеличение амплитуды потенциалов здоровой стороны, что свидетельствует о общебиологическом эффекте ДДТ и СМТ-фореза трипсина и является отражением процессов улучшения проводимости по периферическому нерву.

В 60% случаев у больных под влиянием комплексного лечения прослеживается отчетливая взаимосвязь между положительной динамикой клиничко-неврологических симптомов и сдвигами в реовазографии и электромиографии.

Экспериментальное изучение комплексного растительного ферментного препарата—лекопана показало его благоприятное влияние на восстановительные процессы поврежденного зрительного нерва у животных [15].

Таким образом, экспериментальные и клинические исследования выявили положительное влияние ферментотерапии и перспективность ее применения при рассмотренных поражениях нервной системы.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН Армянской ССР,
Неврологическая клиника Института курортологии и физиотерапии
им. проф. А. А. Акопяна МЗ Армянской ССР,
Институт микробиологии АН Армянской ССР

Поступило 15.II 1982 г.

ՆՅՈՐԳԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԳԻ ՎՆԱՍՎԱԾՔՆԵՐԻ ՅԵՐՄԵՆՏՈՒՆԵՐԱՊԻԱՆ

Լ. Ա. ՄԱՏԻՆՅԱՆ, Ա. Գ. ԱՐԱՎԵՐԴՅԱՆ, Ր. Ա. ՉԻԼԻՆԳԱՐՅԱՆ,
Լ. Ս. ՄԱՐԿՈՍՅԱՆ, Շ. Վ. ԳՐԻԳՈՐՅԱՆ

Յույց է արված ֆերմենտոթերապիայի դրական նշանակությունը ողնուղեղի սաղմանափակ վնասվածքների (փորձերում և կլինիկայում) արձատիկային սինդրոմով տառապող նեվրոլոգիական հիվանդների մոտ:

ENZYME THERAPY IN INJURIES OF THE NERVOUS SYSTEM

L. A. MATINIAN, A. G. ALLAVERDIAN, R. A. CHILINGARIAN,
L. S. MARKOSIAN, Sh. V. GRIGORIAN

The positive effect of the enzyme therapy in organic injuries of the spinal cord (in experiment and clinics), optic nerve (in experiment) has been shown on the neurologic patients with the root syndrome.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алексеева Л. И. Автореф. канд. дисс. Л., 12, 1969.
2. Африкян Э. Г. Биолог. ж. Армении, 31, 1, 97, 1978.
3. Аллавердян А. Г., Матинян Л. А., Агахинян А. Г., Григоряч Ш. В. Биолог. ж. Армении, 35, 2, 1982.
4. Бабиченко Е. И. В кн.: Мат-лы I-й Всесоюзн. конф. Восстановление утраченных функций после спинальных поражений. Евпатория, 75, 1970.
5. Берзин И. В., Антонов В. К., Мартинек К. Иммуниз. ферменты, 2, 147, М., 1976.
6. Веремеенко К. Н., Голобородько О. П., Коваленко А. Ф. Применение ферментов и их ингибиторов методом электрофореза. Киев, 4, 1977.
7. Коган О. Г. Реабилитация больных при травмах позвоночника и спинного мозга. М., 1975.
8. Лойко Л. И. В кн.: Мат-лы межобластной конф. нейрохирургов, 379, Горький, 1967.
9. Лубенский Е. Г., Народовольцева С. Е. В кн.: Травма позвоночника и спинного мозга, 3, 1965.
10. Матинян Л. А. Сравнительно-физиологические особенности компенсаторных приспособлений при повреждениях спинного мозга. Ереван, 1978.
11. Матинян Л. А., Андреасян А. С. Ферментотерапия при органических повреждениях спинного мозга. Ереван, 1973.
12. Матинян Л. А., Маркосян Г. К., Маркосян Л. С. Докл. АН Арм. ССР, 71, 4, 248, 1980.
13. Матинян Л. А., Чилингарян Р. А., Маркосян Г. К., Маркосян Л. С. Докл. АН Арм. ССР, 73, 1, 62, 1981.
14. Матинян Л. А., Аллавердян А. Г., Матинян М. Л., Григоряч Ш. В. В кн.: Центральные механизмы компенсаторной приспособляемости. Ереван, 1982.
15. Матинян Л. А., Мирзоян В. С., Нагапетян Х. О. и др. Ж. экспер. и клин. мед., 21, 6, 585, 1981.
16. Найдин В. Л. Реабилитация нейрохирург. больных с двигательными нарушениями, М., 1972.
17. Орбели Л. А. Избранные труды, 1, 302, М.—Л., 1961.
18. Оганесян С. С., Матинян Л. А., Меликсетян С. А., Мартиросян С. О., Мирзоян Э. Г. В кн.: I Всесоюзный съезд нейрохирургов, 4, 179, 1971.

19. Оганесян С. С., Мартиросян С. О., Меликсетян С. А. В кн.: Центральные механизмы компенсат. приспособл., Ереван, 1982.
20. Рассказов Е. В. В кн.: Восстановление функций при поражениях центральной и периферической нервной системы, 129, Л., 1967.
21. Радаева Т. М. Автореф. канд. дисс., 18, М., 1979.
22. Радаева Т. М., Радаев А. М. В кн.: Конф. молодых ученых. «Медико-биологические аспекты патологии человека», 113, Горький, 1977.
23. Урюмов В. М., Лубенский Е. Г., Народовольцева С. Е. В кн.: Восстановление функций при поражениях центральной и периферической нервной системы, 104, Л., 1967.
24. Чилингарян Р. А., Матинян Л. А., Манучарян Г. Г., Меликян Т. В., Сагателян Ж. А., Маркосян Г. К., Бахшиян К. С., Григорян Э. Р. Применение диадинамофореза трипсина у больных остеохондрозом позвоночника с неврологическими проявлениями. Метод. рекоменд., 8, Ереван, 1980.
25. Чилингарян Р. А., Матинян Л. А., Манучарян Г. Г., Маркосян Г. К., Сагателян Ж. А., Меликян Т. В. В кн.: Центральные механизмы компенсаторной приспособляемости, Ереван, 1982.
26. Gelderd J. B. a. M. F. St. Onge. Anatomical Record, 187, 4, 586, 1977.
27. Kosel K. S., Wilkinson J. M., Jew J., Ytaya S. K., Beckwith K. a. Williams T. H. Exptl. Neurol., 64, 2, 365, 1979.
28. Matthews M. A. Anatomical Record, 187, 4, 647, 1977.
29. Matinlan L. A. In: Primum Symposium Internationale ad Rehabilitationem in Neurologia. 31, Prague, 1966.
30. Matinlan L. A. a. Windle W. F. Anatomical Record, 181, 2, 423, 1975.
31. Matinlan L. A., Andreasian A. S., Kiprian T. Ռ. К., Oganessian S. S., Grigorian Sh. V. In: 28 International Congress of Physiological Sciences, 14, 571, Budapest, 1980.
32. Pettegrew R. K. Anatomical Record, 184, 3, 501, 1976.
33. Pettegrew R. K. & Windle W. F. Anatomical Record, 187, 4, 681, 1977.
34. Pettegrew R. K. Exptl. Neurol., 68, 2, 284, 1980.
35. Windle W. F. Exptl. Neurol., 71, 1, 1, 1981.

«Биолог. ж. Армении», т. 35, № 6, 1982.

УДК 636.3:612.015.1:577.15.016

ФЕРМЕНТНЫЕ АДАПТАЦИИ У ОВЕЦ В ОНТОГЕНЕЗЕ

М. С. ГРИГОРЯН, Л. Г. ТАТЕВОСЯН

Установлены адаптивные изменения активности ферментов аспаргатаминотрансферазы (АСТ), аланин-аминотрансферазы (АЛТ) и щелочной фосфатазы у овец в онтогенезе. Наибольшая активность АСТ и АЛТ отмечена в двухмесячном возрасте, а щелочной фосфатазы — в четырехмесячном. Показано изменение активности этих ферментов при различном физиологическом состоянии овцематок.

Ключевые слова: онтогенез, ферментная адаптация.

В организме животных на разных стадиях онтогенетического развития формируются адаптационные механизмы, позволяющие ему находиться в равновесии со средой без мобилизации резервных сил.

Известно, что эволюция животного мира сводится не только к под-

держанию постоянства внутренней среды организма, но и к биологически целесообразной регуляции его функций и обмена веществ.

Одним из физиологических механизмов адаптации организма является непрерывное изменение свойств и активности ферментов, которые, оказывая влияние на течение метаболических процессов, играют определенную роль в приспособлении его к изменяющимся условиям внутренней и внешней среды.

В настоящем сообщении приводятся данные об адаптивном изменении ферментов АСТ, АЛТ и щелочной фосфатазы у овец типа корридель в зависимости от возраста, пола и физиологического состояния.

В синтезе и распаде аминокислот из аминотрансфераз наибольшее значение имеют аспартат-аминотрансфераза и аланин-аминотрансфераза, так как они осуществляют связь через альфа-кетоглutarовую, щавелево-уксусную и пировиноградную кислоты между белковым, углеводным и жировым обменами и катализируют синтез аспарагиновой и глутаминовой аминокислот, необходимых для синтеза белка.

Установлено, что синтез аминокислот и переаминирование в течение онтогенеза протекают параллельно.

Одна из причин уменьшения интенсивности белкового синтеза — снижение способности организма к использованию продуцируемой энергии, являющееся следствием нарушения механизма передачи энергии на ассимиляторные процессы [7]. Этот механизм влияет также на активность ферментов переаминирования. Нарушение его обусловлено возрастным снижением полноценности белковых структур, изменением активности ферментов, связанных с этими структурами, а также онтогенетическими изменениями нейрогуморальной регуляции функций организма.

Материал и методика. Наблюдения проводились на племенной овцеводческой ферме колхоза им. Куйбышева села Котайк Абовянского района, где разводятся наиболее ценные полутонкорунные мясо-шерстные овцы типа корридель.

Под опытом находились 10 ярок и 10 баранчиков, полученных от здоровых овцематок. Подопытные ягнята находились в одинаковых условиях кормления и содержания.

Кровь для исследования брали у ягнят на 5, 10, 30-е дни после рождения, далее на 2, 3, 4, 12-й месяцы постнатального развития, затем у тех же ярок в состоянии сухости на 2-м и 4-м месяце. После окота исследования продолжались, кровь брали от овцематок после ягнения на 5, 10-й и 30-й дни и далее в период лактации и послелактационный период, до конца второго года рождения. Параллельно проводились исследования на баранчиках до трехлетнего возраста.

Активность АСТ и АЛТ в сыворотке крови определяли по методу Рейтмана и Френкеля и выражали в микромолях пировиноградной кислоты на 1 мл сыворотки за 1 час инкубации при температуре 37° [6, 12]. Активность щелочной фосфатазы в сыворотке крови определяли по методу Боданского в модификации Яхнинной [10, 11] и выражали в единицах Боданского.

Результаты и обсуждение. Нами было установлено, что в процессе онтогенетического развития у овец активность сывороточных трансфераз и щелочной фосфатазы претерпевает изменения, благодаря чему наряду с другими физиологическими механизмами регуляции в организме поддерживается гомеостаз, обеспечивающий высокую жизнеспособ-

ность плода, его нормальный рост и развитие, формирование высокой продуктивности и репродуктивной функции у овец.

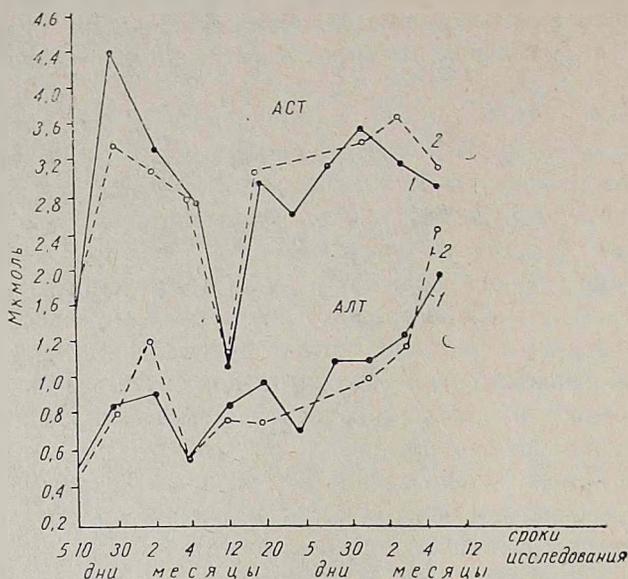


Рис. 1. Динамика активности аминотрансфераз сыворотки крови у овец в онтогенезе: 1—ярки, 2—баранчики.

Из рис. 1 видно, что активность АСТ во все периоды роста значительно превышает активность АЛТ как у ярок, так и у баранов. Причем, как видно из полученных данных, пол не оказывает существенного влияния на активность этих ферментов. Этот факт отмечают многие исследователи и объясняют тем, что половые гормоны не влияют на интенсивность переаминирования.

Полученные нами результаты показывают, что со дня рождения ярок и баранчиков до достижения их хозяйственной зрелости в динамике активности АСТ и АЛТ наблюдаются значительные колебания. Максимальная активность ферментов устанавливается в первые два месяца постнатальной жизни, что совпадает с интенсивным ростом ягнят. Затем к четырехмесячному возрасту, когда начинается спад роста, активность их медленно снижается, оставаясь низкой до восьмимесячного возраста, после чего постепенно возрастает, стабилизируясь в 18—20-месячном возрасте, и держится на этом уровне в последующие периоды онтогенетического развития.

Такое изменение динамики активности ферментов переаминирования связано с неодинаковой потребностью в белке на различных стадиях онтогенетического развития. Усиленный синтез белка способствует усилению процессов переаминирования и адаптивному изменению активности ферментов.

По нашим данным, в различные возрастные периоды по-разному изменяется и соотношение ферментов переаминирования. В первые дни рождения у ягнят соотношение АСТ:АЛТ составляет 3,1, в возрасте од-

ного месяца—5,38, 2-х—3,6, 4—12-ти—4,8, 20-ти—2,5. Эти показатели свидетельствуют о перестройке обмена веществ у овец на разных этапах развития. Наши данные о возрастной и половой изменчивости активности трансфераз согласуются с литературными [2, 8, 9].

Активность щелочной фосфатазы в различные периоды онтогенеза изменяется несколько иначе (рис. 2).

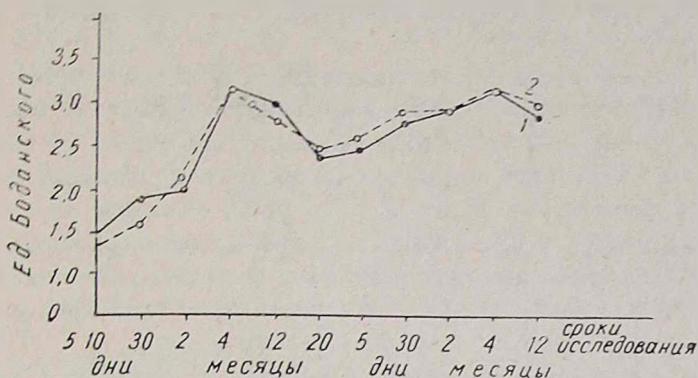


Рис. 2. Динамика активности щелочной фосфатазы сыворотки крови у овец в онтогенезе: 1—ярки, 2—баранчики.

При рождении у ярок и баранчиков активность фосфатазы сравнительно низкая, к 4-месячному возрасту она повышается, достигая 3,0—3,2 ед. Боданского, и держится на этом уровне до конца исследований, что можно объяснить усилением минерального обмена, интенсивным ростом костной ткани в первые месяцы жизни и участием щелочной фосфатазы в регуляции фосфорного обмена.

Нами изучалась также динамика адаптивной изменчивости аминотрансфераз и фосфатаз при различном физиологическом состоянии овцематок—в период суягности, после окота, в период лактации и после периода лактации.

В период суягности активность АСТ равняется 2,88 мкмоль, АЛТ—1,14 мкмоль, а соотношение АСТ:АЛТ—2,5, т. е. находится в пределах нормы, активность щелочной фосфатазы—2,3 ед. На 5-й день активность ферментов переаминирования снижается, хотя соотношение их остается почти без изменения и равно 2,7, а активность щелочной фосфатазы незначительно повышается. Очевидно, процессы синтеза и распада белка в ответственный период окота и после него, наряду с другими механизмами, регулируются адаптивными изменениями ферментов переаминирования, дезаминирования и трансфосфорилирования.

Период лактации сопровождается повышением активности АСТ, АЛТ и щелочной фосфатазы, после чего отмечается стабилизация активности этих ферментов на уровне физиологической нормы. По-видимому, это и есть признаки адаптации организма, в данном случае через изменение активности ферментных систем.

У баранов в течение второго года онтогенетического развития активность аминотрансфераз и щелочной фосфатазы стабилизируется на

уровне средних границ физиологической нормы (рис. 1 и 2) с небольшими колебаниями, что свидетельствует об их удовлетворительной адаптации.

Следует отметить, что аналогичную ферментную адаптацию у овец типа корридель мы наблюдали при изучении динамики активности системы окислительно-восстановительных ферментов (каталазы, глутатиона, сульфгидрильных групп, церулоплазмина), системы ацетилхолинхолинэстеразы и др.

Наши данные подтверждают имеющееся в литературе положение о том [4, 5, 9], что метаболическая активность организма находится в строгой зависимости от таких макромолекул, как ферменты и нуклеиновые кислоты. Регуляция метаболизма сводится к регуляции типа и интенсивности ферментных функций, т. е. могут меняться качество и количество ферментов и их активность. Крепс рассматривает изменение активности ферментов как путь регуляции функций, как проявление одного из механизмов общих адаптационно-трофических процессов в целом организме [5] (цит. по В. В. Ковальскому).

Из представленного материала явствует, что благодаря изменению активности ферментов—одного из основных звеньев обмена веществ—поддерживается постоянство внутренней среды, и организм в процессе онтогенетического развития удовлетворительно приспособляется к изменяющимся условиям среды.

Наши многолетние исследования адаптации полутонкорунных мясо-шерстных овец в условиях предгорий Армении показали, что овцы типа корридель удовлетворительно приспособляются к горному стойлово-пастбищному содержанию, обладают удовлетворительной степенью естественной резистентности и высокой комбинированной продуктивностью [1]. В общем процессе адаптации овец в изучаемых условиях существенную роль играют ферментные системы.

Ереванский зооветеринарный институт,
кафедра физиологии и патологической физиологии

Поступило 4.11 1982 г.

ՖԵՐՄԵՆՏԱՅԻՆ ՀԱՐՄԱՐՈՂԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆԸ ՈՉԵԱՐՆԵՐԻ ՕՆՏՈԳԵՆԵՏԻՎ

Մ. Ս. ԳՐԻԳՈՐՅԱՆ, Լ. Գ. ՔԱԿԵՎՈՅԱՆ

Որոշված է ասպարտատ-ամինատրանսֆերազա (ԱՍՏ), ալանին-ամինատրանսֆերազա (ԱԼՏ) և հիմնային ֆոսֆատազա ֆերմենտների հարմարողական փոփոխությունը ոչխարների օնտոգենեզում:

ԱՍՏ և ԱԼՏ ֆերմենտների առավելագույն ակտիվությունն նկատվել է նրկու, իսկ հիմնային ֆոսֆատազայինը՝ շորս ամսական դասերի մոտ:

Ցույց է տրվում այդ ֆերմենտների ակտիվության փոփոխությունը ոչխարների տարբեր ֆիզիոլոգիական վիճակներում:

ENZYME ADAPTATION IN SHEEP DURING ONTOGENESIS

M. S. GRIGORIAN, L. G. TATEVOSIAN

The adaptive changes of the aspartate-aminotransferase (AST) alanine-aminotransferase (ALT) and alkaline phosphatase enzymes in sheep during ontogenesis have been shown. Significant changes in two month old animals for AST and ALT, and in four month old — for alkaline phosphatase have been shown.

The results of these experiments indicate some activity alteration, of these enzymes during different physiological conditions.

ЛИТЕРАТУРА

1. Григорян М. С., Татевосян Л. Г., Бадалова Л. Л., Манукян С. С. В кн.: Развитие, кормление и содержание сельскохозяйственных животных, 160, Ереван, 1981.
2. Воробьев П. А., Перчихин Ю. А. В кн.: Биохимические основы селекции овец, 7, М., 1977.
3. Казановский С. А. В кн.: Биохимические основы селекции овец, 103, М., 1977.
4. Казначеев В. П. В кн.: Адаптация и проблемы общей патологии, 2, 3, Новосибирск, 1974.
5. Ковальский В. В. В кн.: Ферментные адаптации животного организма, 3, М., 1974.
6. Метод. указ. по примен. унифицированных клинических лабораторных методов исследования под ред. В. В. Меньшикова, М., 1973.
7. Панин Л. Е. В кн.: Медико-биологические аспекты процессов адаптации, 34, Новосибирск, 1975.
8. Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимических адаптаций, 10, 20, М., 1977.
9. Яхнина Д. Н. Лабор. дело, 10, 1962.
10. Bodansky B. Journ. biol. chem., 101, 33, 1933.
11. Reisman S., Frankel S. Amer. J. clin. Path., 28, 56, 1957.

«Биолог. ж. Армении», т. 35, № 6, 1982.

УДК 612.825:612.84

РЕТИНОТОПИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛАТЕРАЛЬНОЙ СУПРАСИЛЬВИЕВОЙ ОБЛАСТИ КОРЫ КОШКИ

Р. Л. ДЖАВАДЯН, Б. А. АРУТЮНЯН-КОЗАК, М. Б. АФРИКЯН

Исследовалась ретинотопическая организация зрительно-чувствительной латеральной супрасильвиевой области. Определялись расположения рецептивных полей нейронов и исследовались закономерности представительства поля зрения в ней. Показано, что ретинотопическая организация латеральной супрасильвиевой области обладает большой вариабельностью.

Ключевые слова: латеральная супрасильвиевая область, ретинотопия, рецептивное поле.

Закономерность представительства сетчатки, или поля зрения, в зрительных областях коры является одним из важных факторов при

определении данной структуры как функциональной единицы [1]. В этом отношении довольно подробно изучена проекционная зрительная кора [9], где обнаружены трансформации первого (17 поле) и второго порядков (18 и 19 поля), т. е. точка в точку представление пространства и множественное представительство, когда одна и та же часть поля зрения представлена дважды в отдаленных друг от друга областях коры. В работе Пальмера с соавт. [4], посвященной ретинотопии латеральной супрасильвиевой (ЛС) области, приведены данные, согласно которым ЛС область коры имеет четкую визуотопическую организацию, в основном с трансформацией первого порядка; в каудальной части ЛС области представлен горизонтальный меридиан поля зрения, в ростральной части—вертикальный, а почти все исследованные точки на дне борозды представляют область центрального зрения. На основании этих наблюдений ЛС область подразделяется на шесть частей (три симметричные пары), каждая с определенной топологической проекцией от сетчатки. Однако исследования других авторов [7, 8] указывают на большую вариабельность данных о ретинотопии ЛС области. В наших предварительных исследованиях также наблюдалось непостоянство результатов от опыта к опыту. Таким образом, мнения о стабильности и четкости ретинотопической организации ЛС области несколько расходятся, и вопрос требует дальнейшего исследования.

В настоящей статье представлены результаты наших экспериментов, касающихся этой проблемы.

Материал и методика. Опыты проведены на кошках массой 2,5—3,5 кг. Под эфирным наркозом производились трахеотомия, фиксирование головы животного в стереотаксическом аппарате и претригеминальное сечение ствола мозга. Животному вводили дитилин (7 мг/кг массы) и переводили на искусственное дыхание (19 вдохов/мин, объем—20 мл/кг). После удаления костного покрова и твердой мозговой оболочки над супрасильвиевой извилиной и бороздой костное окно заливали 3%-ным агаром в физиологическом растворе. В течение эксперимента функциональное состояние животного контролировалось путем измерения кровяного давления (80—100 мм), ЭКГ и ЭЭГ. Температура тела поддерживалась в пределах 37—38° при помощи обогревающего одеяла.

Микроэлектрод вводился в ЛС кору под визуальным контролем (благодаря прозрачности агаровой пластинки) по координатам стереотаксического аппарата под углом 30—45°. Погружения производились вдоль супрасильвиевой борозды по двум симметричным ее сторонам—медиальной и латеральной.

Рецептивные поля (РП) при каждом погружении определялись с помощью черных стимулов на экране периметра с центром, помещенным на расстоянии 78 см от нодальной точки глаза. Благодаря перемещению экрана периметра по горизонтали и вертикали создавалась возможность изучить представительства всего поля зрения в исследуемой области. Область *area centralis* определялась при помощи метода Фернальда и Чейза [2].

После каждого эксперимента производилась коагуляция места отсечения постоянным током (0,6 мА) в течение 30 сек в начальной и последней точках погружения. Затем животные перфузировались 10%-ным раствором формалина. После фиксирования мозга в свежем растворе 10%-ного формалина производились срезы толщиной 30—40 мкм, и затем реконструировался след электрода.

Результаты и обсуждение. Выявлена большая вариабельность представительства поля зрения по всей ЛС области. Несмотря на огромное количество экспериментов, нам не удалось наблюдать даже у двух экс-

периментальных животных идентичную ретинопическую организацию ЛС коры. Тем не менее, можно было проследить некоторую закономерность в организации представительства сетчатки в ЛС коре. Для большей достоверности совершенно исключался способ совмещения данных, полученных на разных животных.

На рис. 1 представлено расположение РП нейронов, зарегистрированных в передней ЛС области. Погружения проводились симметрично по медиальной и латеральной сторонам супрасильвиевой борозды, от А-10 до А-6. Как видно из рисунка, в переднем отделе ЛС области

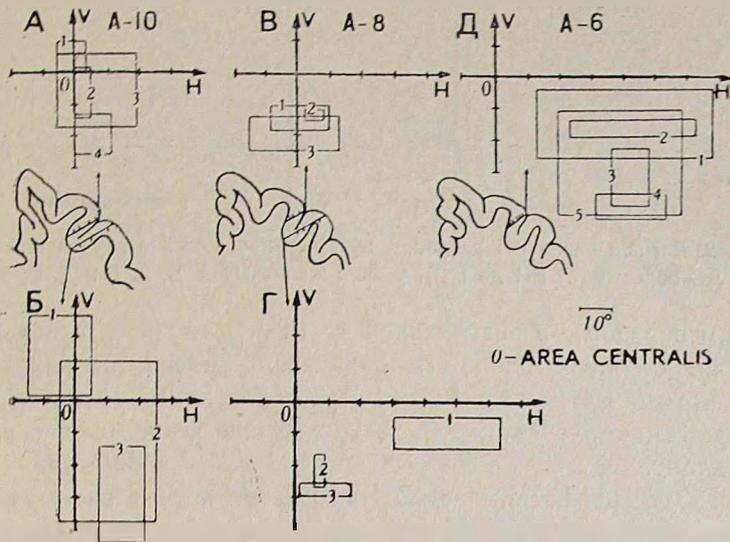


Рис. 1. Три фронтальных среза коры, показывающие погружения микроэлектродом в медиальную (А, В, Д) и латеральную (Б, Г) стороны супрасильвиевой борозды (от А-10 до А-6). Ось абсцисс представляет горизонтальный меридиан (Н), ось ординат—вертикальный меридиан (V). Нулевая точка координат соответствует area centralis. Объяснения для остальных рисунков те же.

(А-10) РП нейронов расположены ближе к вертикальному меридиану, в областях выше и ниже горизонтального меридиана (рис. 1 А, Б). В каудальном направлении РП смещаются ниже горизонтального меридиана (рис. 1 В, Г). На уровне А-6, на медиальной стороне борозды, довольно обширное представительство поля зрения ниже горизонтального меридиана (рис. 1 Д), тогда как в симметричной точке погружения на латеральной стороне борозды не обнаружено ни одного зрительного нейрона.

Наиболее повторяющейся закономерностью можно считать постепенное смещение РП кзади по борозде, на уровень горизонтального меридиана и выше. На рис. 2 представлено по два симметричных погружения электродом в самой каудальной части ЛС борозды (Р-1, Р-2) у двух животных (А, Б, В, Г и Д, Е, Ж, З). Как видно из рисунка, в обоих экспериментах последняя точка погружения показывает (рис. 2 В, Г и Ж, З), что РП расположены, главным образом, в верхнем квадранте поля зрения на уровне и выше горизонтального меридиана. Необходи-

мо отметить, что латеральная сторона супрасильвиевой борозды обладает как бы более стабильной ретинотопической организацией, чем медиальная.

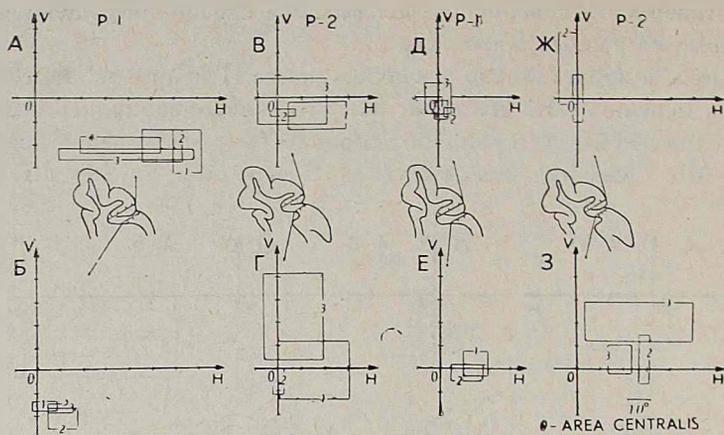


Рис. 2. Расположение РП нейронов, зарегистрированных в каудальном отделе ЛС области (от P-1 до P-2), у двух животных А, Б, В, Г и Д, Е, Ж, З.

Таким образом, в ростральной части ЛС области в большинстве случаев представлена нижняя половина поля зрения, а в каудальной — верхняя. Границей можно считать медиальную ЛС область, где РП имеют тенденцию располагаться на уровне или ближе к горизонтальному меридиану.

Турлейски [8], который одним из первых изучал визуотопическую организацию ЛС области, указывал на большую ее вариабельность, что значительно затрудняет создание четкой карты представительства поля зрения в этой корковой области. К такому же мнению пришли в дальнейшем Спир и Бауман [7]. Однако Пальмеру с соавт. [4], которые также не исключали вариабельности в опытах, удалось представить данные о четкой ретинотопической организации ЛС области. Согласно их данным, в передней ЛС области представлены вертикальный меридиан и нижние отделы поля зрения. Кзади РП располагаются ближе к горизонтальному меридиану и в верхнем квадранте поля зрения. Вдоль всей длины ЛС борозды на обеих ее сторонах при погружении электрода вглубь наблюдается смещение к вертикальному меридиану, точнее к area centralis. Таким образом, РП нейронов дна борозды как бы представляют в большинстве своем центральное поле зрения. Очевидно, созданию такой четкой картины способствовал факт обнаружения в этих опытах РП почти одинаковых размеров, что само по себе является редким в ЛС области. Сведенная к минимуму суперпозиция РП в поле зрения позволила авторам дифференцировать их последовательную локализацию. Расхождение данных, полученных нами и вышеуказанными авторами [4], мы склонны объяснить именно этим фактором.

Нам не удалось четко дифференцировать периферическое расположение РП в каудальной части ЛС области и их смещение к вертикальному меридиану в ростральной части. Мы также не можем утверждать,

что на дне борозды расположены в основном нейроны, получающие проекцию от области вертикального меридиана ближе к *area centralis*, хотя и нами наблюдалась некоторая тенденция по ходу погружения электродом к обнаружению нейронов в глубине борозды с РП, расположенными несколько ближе к вертикальному меридиану.

Ретинотопическая организация ЛС области, по нашим данным, имеет примерно следующую картину: представительство нижнего поля зрения находится в ее ростральных отделах, и смещение РП в сторону верхнего поля зрения наблюдается в направлении к каудальному отделу супрасильвиевой борозды, что согласуется с наблюдениями Пальмера с соавт. [4], а также Спира и Баумана [7]. Далее опыты показывают, что латеральная сторона ЛС борозды по сравнению с медиальной ее стороной имеет более стабильную ретинотопическую организацию.

Таким образом, несмотря на довольно сложную и многообразную организацию афферентных входов, ЛС область, которая получает волокна как из экстрагеникулатных структур [3, 5], так и из прямых геникулостриарных образований [6, 10], имеет ретинотопическую организацию.

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

Поступило 1.II 1982 г.

ԿԱՏՈՒՆԵՐԻ ԿԵՂԵՎԻ ԼԱՏԵՐԱԼ ՍՈՒՊՐԱՍԻԼՎԻԱՆ ՇՐՋԱՆԻ ՌԵՏԻՆՈՏՈՊԻԿԱԿ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԸ

Ռ. Լ. ԶԱՎԱԳՅԱՆ, Բ. Ա. ՀԱՐՈՒՅՈՒՆԻՅԱՆ-ԿՈԶԱԿ, Մ. Բ. ԱՖՐԻԿՅԱՆ

Ուսումնասիրվել են տեսողական դաշտի արտապատկերման օրինաչափությունները զլխուղեղի կեղևի կողմնային սուպրասիլվիան շրջանում: Սուպրասիլվիան ակոսի երկարությամբ (A—10-ից մինչև P—2) որոշվել են առանձին ներվաբջջների դաշտերի տեղադրությունները տեսողական դաշտում:

Ստացված տվյալները ցույց են տվել, որ ռետինոտոպիկ կառուցվածքը կողմնային սուպրասիլվիան շրջանում անկայուն է: Համեմատաբար կայուն միտում ունի տեսողական ներքին քառորդի ներկայությունը ուսումնասիրվող շրջանում: Բացի դրանից, նկատվել է, որ կողմնային սուպրասիլվիան շրջանի առաջնային մասի նեյրոնների ռեցեպտիվ դաշտերը գտնվում են ուղղաձիգ միջօրեականի շրջանում և կողմնային սուպրասիլվիան կեղևի հետին մասում տեղաշարժվում են դեպի տեսողական առանցքների հորիզոնական միջօրեականը:

RETINOTOPIC ORGANIZATION OF LATERAL-SUPRASYLVIAN CORTEX IN CATS

R. L. DJAVADIAN, B. A. HARUTIUNIAN-KOZAK, M. B. AFRIKIAN

Using the method of serial penetrations by the microelectrodes along the full length of suprasylvian sulcus, the positions of receptive fields of

single neurons were defined and thus the regularity of the visual field representation in LS area was investigated. It has been shown that there was a great variability of results. The most stable observation was the representation of lower quadrant of the visual field in LS area and the tendency to shift the receptive field positions to the level above the horizontal meridian in the caudal portion of the LS area.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Allman J. M. a. Kaas J. H.* Brain Res., 100, 473—487, 1975.
2. *Fernald R. a. Chase R.* Vision Res., 11, 1, 95—96, 1971.
3. *Graybiel A. M.* Brain Res., 44, 1, 99—125, 1972.
4. *Palmer L. A., Rosenquist A. C. a. Tusa R. J.* J. Comp. Neurol., 177, 2, 237—256, 1978.
5. *Rosenquist A. C., Edwards S. B. a. Palmer L. A.* Brain Res., 80, 1, 71—93, 1974.
6. *Shoumura K.* Brain Res., 43, 1, 264—267, 1972.
7. *Spear P. D., Baumann T. P.* J. Neurophysiol., 38, 6, 1403—1420, 1975.
8. *Turlejski K. a. Michalski A.* Acta Neurobiol. Exp., 35, 3, 179—188, 1974.
9. *Tusa R. J., Palmer L. A. a. Rosenquist A. C.* J. Comp. Neurol., 177, 2, 213—236, 1978.
10. *Vastola E. F.* J. Neurophysiol., 24, 3, 469—487, 1961.

«Биолог. ж. Армени», т. 35, № 6, 1982.

ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ АН АРМССР КАК ОДИН ИЗ ОЧАГОВ РАЗВИТИЯ НАУЧНОГО НАСЛЕДИЯ Л. А. ОРБЕЛИ

С. А. БАКУНЦ

Академик Л. А. Орбели, несмотря на свою исключительную перегруженность научной и научно-организационной работой, всегда находил время для неустанной заботы и самой активной помощи развитию физиологической науки в союзных республиках. Он придавал особое значение подготовке специалистов из числа молодежи, приезжающей к нему из различных городов нашей страны, считая, что главной предпосылкой для успешного развития науки является прежде всего наличие на местах квалифицированных и способных кадров.

С большим вниманием он следил за становлением и развитием физиологии в Армении и всячески содействовал подготовке кадров и формированию кафедр физиологии в Ереванском государственном университете и медицинском институте. Под его непосредственным руководством прошли специализацию ряд способных молодых ученых из Армении, а в 1943 году был организован Институт физиологии в составе Академии наук Армянской ССР. Первоначально Институт имел три небольших отдела: физиологии, биохимии и фармакологии под общим руководством Х. С. Коштоянца. Впоследствии из этой ячейки развились Институт физиологии им. акад. Л. А. Орбели, а также несколько других

крупных научно-исследовательских учреждений (Институт биохимии, Институт экспериментальной биологии, Институт кардиологии и др.).

В 1958 году по рекомендации Л. А. Орбели один из его ближайших учеников—А. М. Алексанян переехал в Армению и возглавил Институт физиологии. При этом Л. А. Орбели содействовал передаче Институту некоторых ценных приборов для оборудования электрофизиологических установок, а также подарил библиотеке Института значительное число книг и журналов из своей личной библиотеки. С приездом А. М. Алексаняна в Институте физиологии ускорился процесс формирования новых направлений, которые имели непосредственное отношение к научному наследию Л. А. Орбели и в значительной степени явились органическим продолжением его классических работ по физиологии вегетативной нервной системы, физиологии мозжечка и некоторых стволовых структур, физиологии органов чувств и эволюции функций нервной системы.

За последующий, почти двадцатипятилетний период деятельности коллектива Института эти направления стали традиционными, и в настоящее время в отечественной физиологической науке институт, носящий имя академика Л. А. Орбели, выступает как один из известных центров, разрабатывающих ряд важных направлений научного наследия Л. А. Орбели.

В лаборатории физиологии вегетативной нервной системы в течение ряда лет были выполнены работы по изучению нейрофизиологических механизмов регуляции различных висцеральных функций организма и функциональных особенностей деятельности высших отделов вегетативной нервной системы. С помощью чувствительных и тонких методов современной микроэлектродной техники были изучены специфичность нейронной организации различных частей гипоталамуса, связь этого важного регуляторного центра с корой головного мозга и некоторыми другими подкорковыми образованиями, а также механизмы гипоталамической регуляции различных висцеральных функций. В течение ряда лет изучались также функциональные свойства некоторых жизненно важных центров продолговатого мозга (дыхательного, сердечно-сосудистого). Авторами этих исследований, совместно с ленинградскими физиологами, выявлены новые бульбарные и спинномозговые нейрональные механизмы, регулирующие функцию сердечно-сосудистой системы.

В течение многих лет в лаборатории разрабатываются проблемы, связанные с представительством различных висцеральных органов в высших вегетативных центрах, становлением функции вегетативной нервной системы в различные периоды онтогенетического развития, исследуются некоторые аспекты иннервации гладкой мускулатуры и ряд других вопросов физиологии вегетативной нервной системы.

В лаборатории физиологии ЦНС проведены исследования, посвященные выявлению клеточных механизмов модулирующего и регулирующего влияния мозжечка на двигательные функции организма. Умело сочетая возможности микроэлектродной техники регистрации нейрональной активности мозжечка и различных стволовых структур в условиях острых и хронических экспериментов, сотрудники лаборатории вы-

явили и изучили новые пути влияния мозжечка на деятельность коры мозга, подвергли функциональной классификации группы нервных клеток, участвующих в проведении импульсов мозжечка к различным структурам мозга, непосредственно участвующим в осуществлении двигательного акта. Важным достижением лаборатории следует считать доказательство участия мозжечка в приобретенных двигательных реакциях—рассмотрение его как своеобразного вычислительного и обучающегося устройства, осуществляющего сложную интеграцию всех внешних сигналов и выбирающего наиболее важный для данной ситуации конкретный промежуток времени. Все это является дальнейшим развитием идей Л. А. Орбели, его теории о функциях мозжечка как главного регулятора и модулятора всех рефлекторных реакций организма.

Вопросы физиологии подкорковых образований, в частности, значение и роль эволюционно различных таламических структур в деятельности ЦНС изучаются в лаборатории физиологии эволюции подкорковых структур мозга.

В лаборатории физиологии афферентных систем разрабатываются вопросы анализа зрительной информации на уровне различных структур ЦНС.

В организованной недавно в Институте лаборатории математического моделирования нейронных систем проводятся исследования, посвященные анализу деятельности отдельных нейронов и клеточных ансамблей нервной системы с использованием математических методов и счетно-вычислительной техники.

Вопросы физиологии гладкой мускулатуры и их нейрогуморальной регуляции исследуются в лаборатории физиологии гладкой мускулатуры.

Одним из традиционных направлений деятельности Института является также изучение физиологических закономерностей явления компенсации функций при органических повреждениях центральной нервной системы и изыскание возможностей активного лечебного воздействия на восстановительные процессы. Указанная проблема в течение многих лет успешно разрабатывается в лаборатории физиологии компенсации функций ЦНС и в лаборатории нейро-эндокринных взаимоотношений в тесном содружестве с различными союзными нейрофизиологическими учреждениями и нейрохирургическими клиниками.

Теоретически важным и ценным с практической точки зрения направлением деятельности Института являются также работы по повышению продуктивности сельскохозяйственных животных, проводимые в течение многих лет в одной из крупных лабораторий института. Разрабатываются физиологически обоснованные методы повышения продуктивности сельскохозяйственных птиц, создания высокопродуктивной породы кур для республики, изучаются различные актуальные вопросы физиологических особенностей жизнедеятельности сельскохозяйственных птиц.

Интересные исследования проводятся в лаборатории гистохимии и нейроморфологии. Они посвящены изучению с помощью оригинальных

гистохимических методов тонкой структурной организации различных отделов нервной и сосудистой системы.

Таковы в общих чертах основные направления исследовательских работ Института физиологии им. акад. Л. А. Орбели АН Армянской ССР. Эти работы тесно связаны с научной деятельностью Института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова АН СССР, где сконцентрирована в основном физиологическая школа академька Л. А. Орбели. И это важное содружество, в котором особую, связующую роль играет один из ближайших учеников Л. А. Орбели член-корр. АН СССР и член-корр. АН АрмССР А. И. Карамян, служит делу дальнейшего развития и разработки направлений богатейшего научного наследия Л. А. Орбели.