

Օ. Գ. ԲԱԿԼԱՎԱԴՋՅԱՆ, Ս. Ա. ԱՐՄԵՆՅԱՆ

О ВЛИЯНИИ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО РАЗДРАЖЕНИЯ ШЕЙНОГО СИМПАТИЧЕСКОГО НЕРВА НА ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ КОРЫ И РЕТИКУЛЯРНОЙ ФОРМАЦИИ

Исследованиями многих авторов было установлено, что симпатическая нервная система оказывает адаптационно-трофическое влияние на кору больших полушарий. В результате перерезки шейных симпатических нервов и удаления верхних шейных симпатических узлов были получены резкие изменения в высшей нервной деятельности у собак (Э. А. Асратян [3], Э. Ш. Айрапетьянц [2], Ф. П. Майоров [10], Б. В. Павлов [11], Т. Н. Соллертинская [14] и др.).

В последнее время эта проблема изучается с новых методических позиций. При помощи метода электроэнцефалографии (ЭЭГ) изучается влияние симпатической нервной системы на электрическую активность высших отделов центральной нервной системы (Н. Ф. Попов [12], Т. М. Загорулько [6], Т. Н. Соллертинская [15], А. М. Алексанян и Р. С. Арутюнян [1], Ван Тай-Ань [4], В. Б. Швырков и Н. А. Пухальская [16], Холмквист — Holmqvist [29], Ingvar [30]).

Однако в отличие от отчетливых данных, полученных по методу условных рефлексов, результаты, полученные различными авторами при исследовании влияния раздражения или перерезки шейных симпатических нервов и удаления верхних шейных симпатических узлов на ЭЭГ, несколько разноречивы.

Интерес к вопросу о механизмах и путях влияния симпатической нервной системы на электрическую активность мозга особенно возрос после открытия восходящей активирующей роли ретикулярной формации (Моруци и Мэгун — Moruzzi a. Magoun [32]).

Бонвалле, Делл и Хибел (Bonvallet, Dell et Hiebel [18]) считают, что влияние симпатической нервной системы на высшие отделы центральной нервной системы осуществляется через ретикулярную формацию ствола мозга.

Наиболее убедительным основанием для такого утверждения являются данные Хибела, Бонвалле и Делла (Hiebel, Bonvallet et Dell [28]), а также Ротбаллера (Rothballer [34]) о действии адреналина на электрическую активность коры через РФ. Внутривенное введение 5—8 мкг/кг адреналина вызывает у интактных кошек активацию ЭЭГ. После перерезки мозгового ствола, проведенной на интерколликкулярном уровне, адреналин перестает вызывать электроэнцефалографическую

реакцию пробуждения. Следовательно, активирующее действие адреналина на кору опосредовано через РФ, расположенную ниже уровня перерезки. Данные Фогта (Vogt [35]) о большой концентрации адреналина и норадреналина в структурах РФ также являются основанием для признания действия симпатической нервной системы через РФ. О некоторой функциональной общности между симпатической нервной системой и РФ говорят и данные Мерфи и Гельгорна (Murphy a. Gellhorn [31]).

Некоторые гистологические данные указывают также на сходство РФ и симпатической нервной системы.

А. И. Карамян [7] считает, что тоническое восходящее и нисходящее влияние РФ на структуры центральной нервной системы является проявлением частного случая адаптационно-трофического действия симпатической нервной системы.

Механизм взаимодействия между симпатической нервной системой и РФ А. М. Алексанян и Р. С. Арутюнян [1] представляют иначе. По их данным симпатическая нервная система оказывает диффузное активирующее влияние на электрическую активность всего головного мозга, включая и РФ. Поэтому они считают, что симпатическая нервная система оказывает на РФ адаптационно-трофическое влияние такого же характера, как было установлено в лаборатории Л. А. Орбели для других структур центральной нервной системы.

В связи с изложенными данными представляет определенный интерес сопоставление влияния РФ и симпатической нервной системы на вызванные потенциалы.

Из литературных данных (Моруци и Мэгун — Moguzzi a. Magoun [32]; Хапбар и Кер — Hagbarth a. Kerr [27]; Бремер — Bremer [17] и др.) известно, что раздражение РФ подавляет первичные ответы или блокирует их полностью в первой фазе раздражения. Вторичные ответы иногда уменьшаются в амплитуде. А какое оказывает действие на первичные и вторичные ответы раздражение шейного симпатического нерва (ш. с. н.)? Изучение этого вопроса могло бы способствовать выяснению механизма действия симпатической нервной системы на функциональное состояние коры и дало бы возможность сравнить действие РФ с действием симпатической нервной системы. С этой целью проведено настоящее исследование. После того как была начата наша работа, появилось сообщение Ван Тай-Ань и М. Г. Белеховой [5] о влиянии раздражения симпатического нерва на первичные ответы коры. После раздражения ш. с. н. им не удалось получить в слуховой зоне коры заметных изменений первичных ответов, вызванных нанесением одиночных ударов тока на специфические ядра таламуса. Учитывая, что РФ также не оказывает заметного влияния на первичные ответы, вызванные раздражением специфических ядер таламуса, в то время как подавляет или полностью блокирует первичные ответы от раздражения периферических нервов (Готие, Парма и Цанкети — Gauthier, Parma a. Zanchetti [26]), мы решили изучить влияние раздражения шейного симпатического нерва на первичные ответы коры, вызванные при электри-

ческом раздражении периферических нервов. Помимо этого, нами также было изучено влияние электрического раздражения ш. с. н. на вторичные ответы коры и на вызванные потенциалы самой РФ. В данном сообщении приводятся результаты исследований, проведенных в острых опытах на кошках под хлоралозным наркозом.

Методика. Опыты были проведены на 33 кошках, весом 2—3 кг под хлоралозным наркозом (хлоралоза 50—70 мгр/кгр внутривентриально). При помощи шариковых серебряных электродов отводили первичные и вторичные ответы коры из второй проекционной зоны седалищного нерва и вторичные ответы из *gug. lat. ant.* Одновременно отводились потенциалы ретикулярной формации при помощи стереотаксического прибора. Отведение во всех случаях монополярное. Шейный симпатический нерв раздражали стимулятором прямоугольных импульсов ИГ-1 с частотой 30 гц, напряжением 2—3 вольт и длительностью импульса 0,5 м/сек при помощи компенсатора. В начале каждого опыта определяли порог расширения зрачка (0,3—0,5 вольт) и в дальнейшем, в течение всего опыта, симпатический нерв раздражали с четырех- или шестикратным порогом. В отдельных случаях напряжение раздражающего тока доходило до 10 вольт. В некоторых опытах раздражение производили без компенсатора. Седалищный нерв раздражали одинарными или вдвоенными стимулами, а также с частотой 1—15 гц.

Регистрация вызванных потенциалов до раздражения на фоне и после раздражения симпатического нерва во всех опытах производилась согласно установленной последовательности. До раздражения симпатического нерва фоновые потенциалы регистрировали на 1-, 15-, 20-, 25-, 30- и 35-й сек., на фоне раздражения симпатического нерва — на 15-, 30-, 35-, 40-, 45- и 50-й сек. раздражения. Таким образом, вызванные потенциалы регистрировались 6 раз до раздражения и 6 раз на фоне раздражения симпатического нерва. Соблюдение этой последовательности давало возможность сопоставить потенциалы фона с потенциалами во время раздражения даже при некоторой спонтанной флуктуации потенциалов. После раздражения ш. с. н. вызванные потенциалы регистрировались сразу же по прекращении раздражения, на 10-, 20- и 30-й сек. Потенциалы регистрировались при помощи двухлучевого катодного осциллографа на фотопленке. В конце каждого опыта, после электролитической маркировки места локализации ретикулярного электрода, мозг животного фиксировали и обрабатывали гистологически.

Результаты. При электрическом раздражении седалищного нерва из второй зоны проекции коры отводится двухфазный потенциал с латентным периодом 8—12 м/сек. Иногда вслед за положительным колебанием первичного ответа или на восходящем колене отрицательной фазы регистрируется добавочное колебание, которое для неанестезированной кошки описано рядом авторов (Френч, Верцеано и Мэпун — French, Verzeano and Magoun [23]; Ройтбак, 1956, Брейзье — Brazier [19]) (рис. 1 а). При применении парных стимулов, в зависимости от глуби-

ны наркоза, относительный рефрактерный период составляет 60—200 м/сек. При надпороговом раздражении периферического нерва и при глубоком хлоралозном наркозе в проекционной зоне коры, помимо первичного ответа, отводится и вторичный ответ с латентным перио-

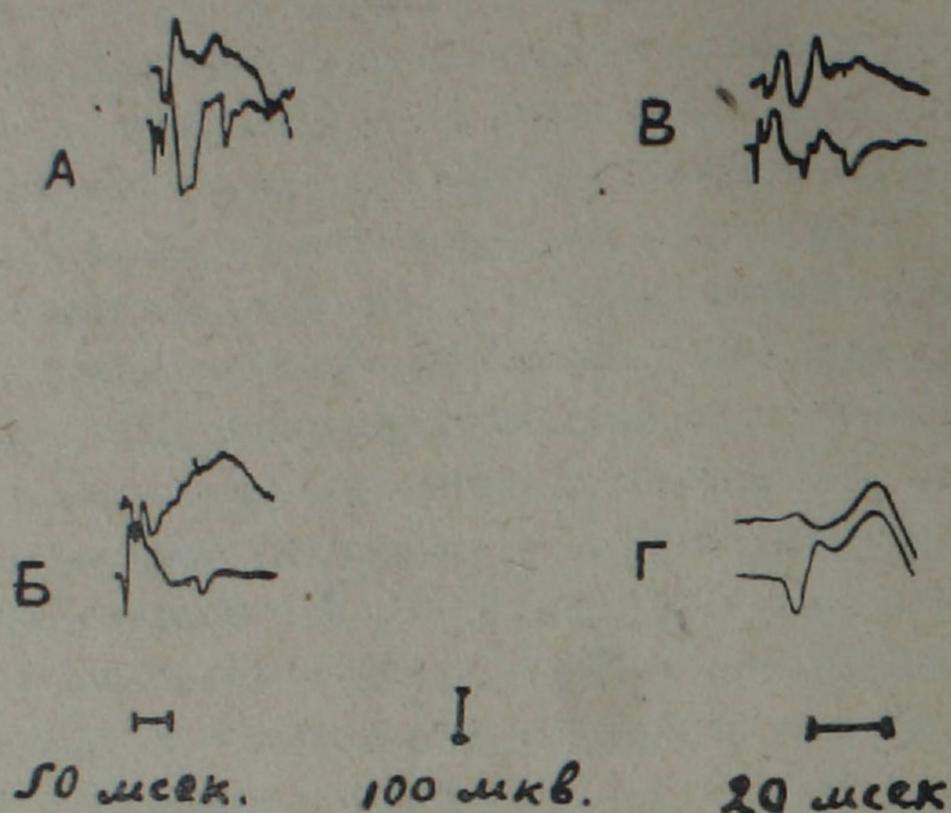


Рис. 1а. Опыт от 16.III.1961 г. Вызванный потенциал РФ (верх. луч) и первичный ответ, дополнительное колебание и вторичный ответ во II соматосензорной зоне коры (нижний луч) при парном раздражении седалищного нерва (интервал между стимулами 150 м/сек). б. Опыт от 27.II.1961 г. В РФ имеется вторичное колебание с лат. пер. 33 м/сек. в. Опыт от 23.III.1961 г. Другой вариант вторичных колебаний в РФ. г. Опыт от 23.III.1961 г. Лат. пер. вызванного потенциала РФ 16 м/сек., лат. пер. первичного ответа коры 11,3 м/сек. Добавочное колебание в коре появляется на вершине вызванного потенциала РФ с лат. пер. 22,6 м/сек. В этом и во всех последующих опытах: калибровка (усиление) 100 мкв=4 мм; отметка времени — медл. развер. 3 мм=50 м/сек., быстр. развер. 6 мм=20 м/сек.; во всех кривых отклонение луча вниз — положительное колебание.

дом 40—60 м/сек (рис. 1а). При одновременном отведении вызванных потенциалов РФ, последние регистрируются с латентным периодом 13—18 м/сек (рис. 1г). Из-за большой длительности потенциал имеет конфигурацию волны без заостренного пика, который характерен для положительной фазы потенциала лемнискового пути. Характеристика описанных нами потенциалов соответствует тем характеристикам, которыми, по описанию Френча, Верцеано и Мэгуна [23], обладают потенциалы РФ. Относительный и абсолютный рефрактерные периоды больше для потенциалов РФ по сравнению с потенциалами классических сенсорных путей (рис. 1а, б, в). Поэтому в наших опытах очень часто при наличии в проекционной зоне коры небольшого потенциала от второго стимула.

нанесенного на седалищный нерв в начале относительной рефрактерной фазы, в РФ ответа нет. Ответ появляется при увеличении расстояния между двумя стимулами, но при этом специфические сенсорные пути и соматосенсорная кора выходят из состояния относительной рефрактерности. Представляет интерес тот факт, что из РФ иногда отводятся так же, как из коры дополнительные колебания и вторичные ответы (рис. 1б, в). Появление вторичных ответов в коре некоторые авторы (Пурпура — Ригрига [33]) связывают с импульсами, приходящими из РФ. А как объяснить происхождение вторичных ответов РФ? На наш взгляд они вызываются в результате дополнительного возбуждения ретикулярных нейронов кортикофугально, вслед за вторичным ответом коры. Этот вопрос нуждается в специальном исследовании. При частотном раздражении седалищного нерва потенциал в РФ исчезает быстрее, чем в коре — обычно при частоте 5—8 гц. Все эти особенности вызванных потенциалов РФ были использованы нами в качестве физиологического критерия определения правильности попадания отводящего электрода в ретикулярную формацию, что подтверждалось потом гистологически.

В одной серии опытов ш. с. н. раздражался частотным стимулятором без компенсатора и без потенциометра. В этих опытах раздражение ш. с. н. с частотой 30 гц и напряжением 3—15 вольт вызывало всегда угнетение ответных потенциалов коры и ретикулярной формации. Однако в контрольных опытах было выяснено, что это угнетение происходит за счет сораздражения петлями тока соматических афферентов. После разможения симпатического нерва ростральнее раздражающего электрода (во время раздражения зрачок не расширяется) потенциалы коры и РФ угнетались в такой же степени, как и до разможения нерва.

Так как без компенсатора из-за артефактов нам не удавалось проследить за изменением вызванных потенциалов на фоне раздражения ш. с. н., во второй серии опытов шейный симпатический нерв раздражался при помощи компенсатора. Многочисленные опыты, проведенные по этому методическому варианту раздражения, показали, что раздражение ш. с. н. в течение 60 сек. не вызывает заметных изменений как в амплитуде (рис. 2а, б), так и в латентном периоде (рис. 2в, г) первичных ответов коры. Интересно то, что при этом не меняется также характеристика вызванных потенциалов и в РФ (рис. 2б). В этих опытах было также установлено, что раздражение ш. с. н. не меняет рефрактерность как корковых, так и ретикулярных нейронов.

Влияние раздражения ш. с. н. на первичные ответы изучалось и при пороговом раздражении седалищного нерва, когда имелась возможность выявить изменение потенциалов не только в сторону уменьшения, но также и в сторону увеличения. И тем не менее, первичные ответы, полученные при пороговом раздражении периферического нерва, не меняют свою характеристику под влиянием ш. с. н.

Применение частотного раздражения седалищного нерва (1, 5, 8, 10 и 15 гц) показало, что кривые восстановления возбудимости сома-

тической афферентной системы до и на фоне раздражения шейного симпатического нерва идентичны. При раздражении седалищного нерва с частотой 1 гц первичные и вторичные ответы коры и РФ не подавляются. При частоте 5 гц подавляются отрицательный компонент первичного ответа коры, вторичный ответ коры и потенциал РФ. При 8—15 гц только в коре регистрируется небольшое положительное колебание. Такие

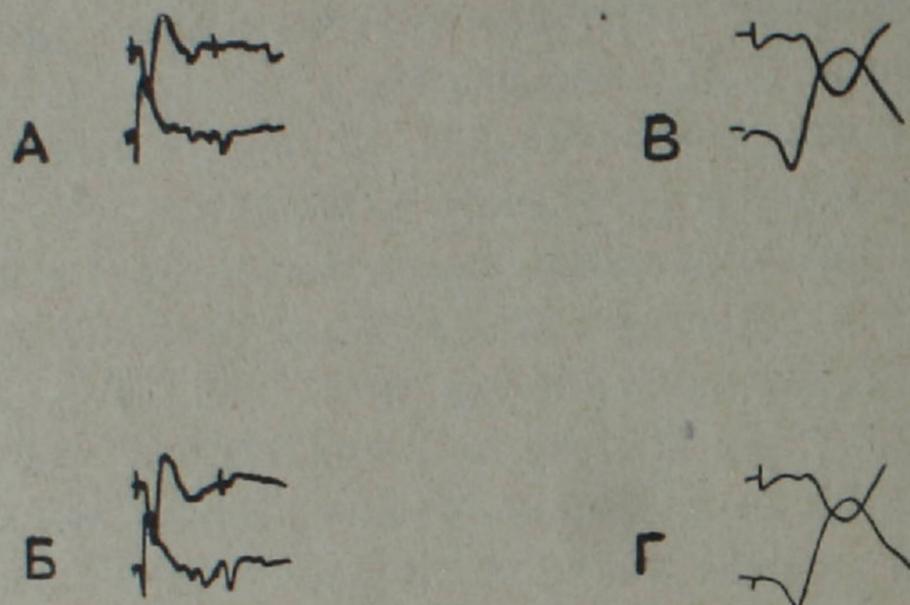


Рис. 2. Опыт от 22.III.1961 г. А — вызв. потенциалы РФ (верх. луч) и коры (нижн. луч) до раздражения ш. с. н.; Б — тоже на фоне раздражения ш. с. н.; В — до раздражения ш. с. н. лат. пер. потенциала РФ 16 м/сек., коры 10 м/сек; Г — на фоне раздражения ш. с. н. лат. периоды 16 и 9,4 м/сек соответственно.

же изменения наблюдаются на фоне раздражения симпатического нерва (рис. 3).

В наших опытах было изучено влияние ш. с. н. не только на первичные, но и на вторичные ответы коры. Из работ Форбса и Морисона (Forbes a. Morison [24]), Демпси и Морисона (Dempsey a. Morison [22]), Бюзе и Боренштейна (Buser a. Borenstein [20]), Кригеля и соавт. (Crighel, Nestianu si Kreindler [21]), К. М. Кулланда [8], Лю Чжуан-Гуй [9] и др. известно, что при раздражении седалищного нерва, помимо первичного ответа, локализованного в зоне проекции, отводятся также вторичные ответы, генерализованные по всей коре с латентным периодом 30—80 м/сек и с рефрактерностью 0,2—0,5 сек. Такая характеристика латентного периода и рефрактерности указывает на мультисинаптический путь проведения. Несмотря на свою генерализованность, они лучше получаются в ассоциативных зонах коры.

В наших опытах вторичные ответы отводились из проекционной зоны коры и из гуг. lat. ant. в виде положительного колебания со скрытым периодом 40—60 м/сек (рис. 4а). Они возникали легко при глубоком хлоралозном наркозе 50—70 мгр/кг. Раздражение ш. н. с. не оказывало заметного влияния на этот потенциал (4-б). Тем не менее при подробном подсчете и анализе амплитудной характеристики потенциалов удалось отметить некоторую тенденцию к уменьшению амплитуды вторичных ответов коры в первые 30—40 сек. раздражения симпатического нерва. При сопоставлении отдельных потенциалов до и на фоне раз-

драждения из-за спонтанной флуктуации нельзя было выявить какое-либо различие. Только при сопоставлении суммарных значений амплитуд

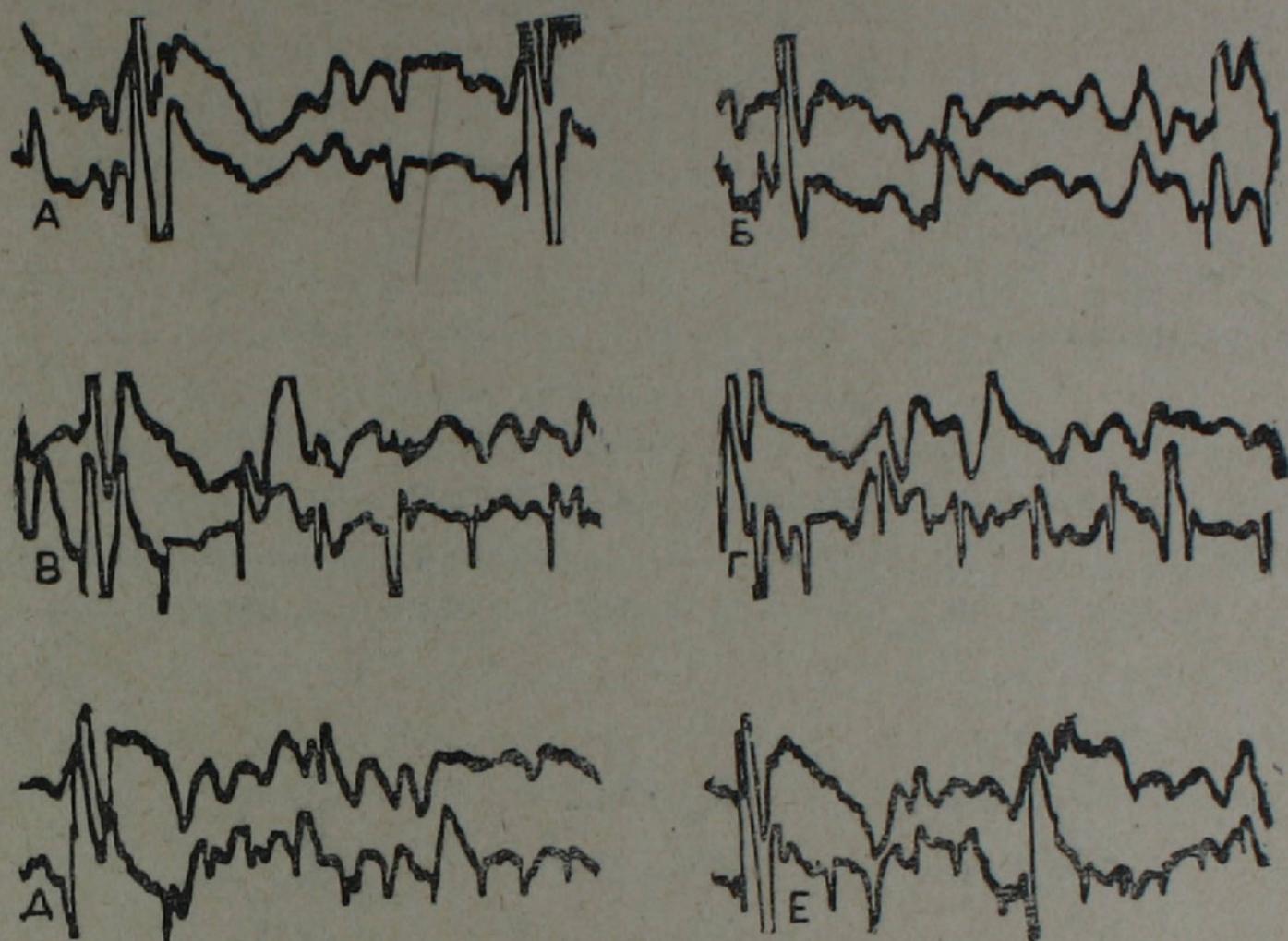


Рис. 3. Опыт от 3.IV.1961 г. А, Б—ответные потенциалы РФ и коры при раздражении седалищного нерва с частотой 1 гц до (а) и на фоне (б) частотного (30 гц) раздражения ш. с. н.; В, Г—то же при частоте раздражения седалищного нерва 5 гц до (в) и на фоне (г) раздражения ш. с. н.; Д, Е—то же при частоте раздражения седал. нерва — 8 гц до (Д) и на фоне (Е) раздражения ш. с. н.

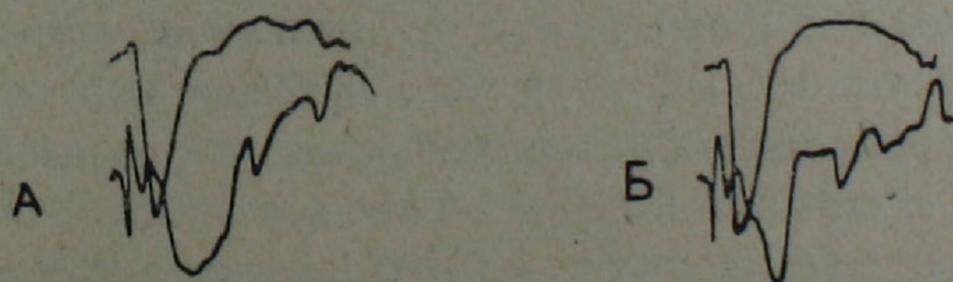


Рис. 4. Опыт от 28.III.1961 г. Вторичный ответ в гуг. lat. ant. (верх. луч) и первичный и вторичный ответы во II соматосензорной зоне коры (ниж. луч) до (А) и на фоне (Б) частотного раздражения (30 гц) ш. с. н.

вторичных ответов до и на фоне раздражения симпатического нерва удалось заметить вначале раздражения некоторое подавление вторичных ответов. Сказанное иллюстрируется в табл. 1.

В нескольких опытах после исследования симпатического влияния, с целью контроля и сравнения, было проверено влияние раздражения РФ среднего мозга на первичные и вторичные ответы коры. РФ раздражалась при помощи концентрических электродов с частотой 300 гц. Вторичные ответы отводились как из зоны проекции, так и из гуг. lat. ant. Во всех опытах в отличие от раздражения симпатического нерва раздражение РФ вызывает почти полное подавление вторичных ответов

Амплитуда вторичных ответов коры до и на фоне раздражения ш. с. н.

| | 1-я проба средняя 34 ответов | 2-я проба средняя 34 ответов | 3-я проба средняя 34 ответов | 4-я проба средняя 34 ответов | 5-я проба средняя 23 ответов | 6-я проба средняя 19 ответов |
|---------------------------|------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|
| До раздражения | 133 | 133 | 121 | 110 | 110 | 100 |
| На фоне раздражения . . . | 131 | 122 | 110 | 111 | 119 | 105 |

коры, наиболее выраженное в начале раздражения (рис. 5 а, б). Часто наблюдается явление ускользания после начального подавления вторичных ответов (рис. 5в). Наряду с выраженным подавлением вторичных ответов, иногда наблюдалось некоторое уменьшение амплитуды первичных ответов (рис. 5 б).

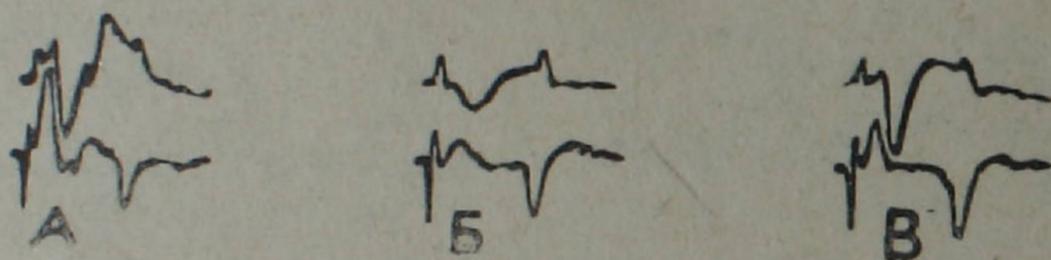


Рис. 5. Опыт от 23.III.1961 г. Вторичный ответ в гуг. lat. ant. и первичный и вторичный ответы во II соматосензорной зоне коры до (А) и на фоне (В, В) электрич. раздражения РФ среднего мозга с частотой 300 гц.

Обсуждение. Перерезка ш. с. н. и удаление верхних шейных симпатических узлов вызывают резкие изменения в условнорефлекторной деятельности животных. По некоторым литературным данным электрическое раздражение шейного симпатического нерва вызывает также изменения в ЭЭГ животного. Как же объяснить отсутствие влияния симпатического нерва на первичные ответы? Ведь известно, что они закономерно изменяются при изменении функционального состояния коры и при различных физиологических состояниях. Отсутствие эффекта, возможно, обусловлено тем, что электрическое раздражение периферического нерва вызывает сильный синхронизированный разряд корковых нейронов в специфической зоне проекции. Хотя возможно, что при раздражении ш. с. н. активность отдельных нейронов меняется, но выяснить эти изменения нам не удастся при поверхностном макроэлектродном отведении медленных колебаний первичного ответа — положительных и отрицательных потенциалов.

Возможно, что симпатическая нервная система оказывает свое влияние избирательно на определенные структуры коры. Вероятно, различные корковые структуры проявляют различную чувствительность к симпатической нервной системе, и специфические структуры менее чувствительны по сравнению с неспецифическими. Отсутствие эффекта может быть также обусловлено наркозом. Поэтому на основании полученных

результатов преждевременно обсуждать вопрос о функциональной общности РФ и симпатической нервной системы. Почти полная блокада вторичных ответов при раздражении ретикулярной формации и некоторое незначительное подавление их при раздражении шейного симпатического нерва говорит о некоторой аналогии действия симпатической нервной системы и ретикулярной формации на кору мозга. Однако изменения вторичных отделов настолько незначительны, что можно отнести за счет спонтанных колебаний. Поэтому представляет интерес дальнейшее изучение влияния симпатической нервной системы на неспецифические структуры центральной нервной системы.

Нами установлено резкое подавление вторичных ответов коры при раздражении ретикулярной формации. Может быть, это обусловлено тем, что при раздражении ретикулярной формации с частотой 300 гц ретикулярные нейроны, участвующие в генерации вторичных ответов, находятся в состоянии рефрактерности. Однако явление «ускользания» говорит против такого допущения. Вероятно, это результат кортикопетальных влияний активирующей системы ретикулярной формации.

В ы в о д ы

1. У кошек под хлоралозным наркозом при электрическом раздражении седалищного нерва в проекционной зоне коры регистрируется первичный ответ в виде положительно-стригательного комплекса, и вслед за ним иногда возникает добавочное колебание и вторичный ответ. При одновременном отведении вызванных потенциалов РФ среднего мозга последние характеризуются более длинным латентным периодом и более длинной рефрактерностью. Представляет интерес наличие вторичных ответов в самой РФ.

2. Четырехкратное или шестикратное в отношении порога для расширения зрачка раздражение симпатического нерва не вызывает изменений в латентном периоде, амплитуде и конфигурации первичных ответов коры и вызванных потенциалов ретикулярной формации.

3. Применение парных стимулов и частотное раздражение периферического нерва показали, что электрическое раздражение шейного симпатикуса не меняет рефрактерность корковых и ретикулярных нейронов хлоралозного препарата.

4. Вторичные ответы коры также не подвергаются заметным изменениям под влиянием симпатикуса. Однако статистический анализ амплитудной характеристики вторичных потенциалов выявил некоторую тенденцию к угнетению ответов, которое однако настолько незначительное, что находится в пределах спонтанных колебаний ответов.

5. В отличие от раздражения шейного симпатического нерва, электрическое раздражение ретикулярной формации среднего мозга вызывает резкое подавление вторичных ответов коры, особенно выраженное в первой фазе раздражения. Иногда наблюдается явление «ускользания» после начального подавления вторичных ответов. Наряду с поч-

ти полным подавлением вторичных колебаний, наблюдается некоторое уменьшение амплитуды первичных ответов.

6. Полученные результаты обсуждаются в свете новой концепции о функциональной общности ретикулярной формации и симпатической нервной системы.

Институт физиологии
им. акад. Л. А. Орбели АН АрмССР

Поступило 25.IX. 1961 г.

Հ. Գ. ԲԱԿԼԱՎԱԶՅԱՆ, Ս. Ա. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ

ՊԱՐԱՆՈՅԱՅԻՆ ՍԻՄՊՊԱՏԻԿ ՆԵՐՎԻ ԷԼԵԿՏՐԱԿԱՆ ԳՐԳՌՄԱՆ
ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԳԼԵՈՒՂԵՂԻ ԿԵՂԵՎԻ ԵՎ ՑԱՆՑԱՆՄԱՆ ԳՈՅԱԳՈՒԹՅԱՆ
ՀՐԱՀՐՎԱԾ ՊՈՏԵՆՑԻԱԼՆԵՐԻ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ու մ

1. Խլորալոզային անզգայացման տակ կատունների մոտ նստաներվի էլեկտրական գրգռման ժամանակ կեղևի պրոեկցիոն շրջանում գրանցվում է առաջնային պատասխան՝ դրական-բացասական կոմպլեքսի ձևով, և դրանից անմիջապես հետո երբեմն առաջանում է լրացուցիչ տատանում և երկրորդային պատասխան: Միջին ուղեղի ցանցանման գոյացույթյան հրահրված պոտենցիալների միաժամանակյա արտածման դեպքում, վերջիններս բնորոշվում են ավելի երկար լատենտ շրջանով և ավելի երկար ռեֆրակտերականությամբ: Հետաքրքրություն է ներկայացնում ցանցանման գոյացույթյան մեջ երկրորդային պատասխանների առկայությունը:

2. Սիմպատիկ ներվի բիբի լայնացման շեմքի նկատմամբ քառակի կամ վեցակի գրգռումը կեղևի առաջնային պատասխանների լատենտ շրջանում, ամպլիտուդայում, կոնֆիգուրացիայում և ցանցանման գոյացույթյան հրահրված պոտենցիալների փոփոխություններ չի առաջացնում:

3. Զույգ դրդիչների օգտագործումը և պերիֆերիկ ներվի հաճախական գրգռումը ցույց տվեցին, որ պարանոցային սիմպատիկուսի էլեկտրական գրգռումը չի փոխում կեղևային և ցանցանման գոյացույթյան ներոնների ռեֆրակտերականությունը:

4. Սիմպատիկուսի ազդեցությունից կեղևի երկրորդային պատասխանները ևս նկատելի փոփոխությունների չեն ենթարկվում: Սակայն երկրորդային պոտենցիալների ամպլիտուդայի բնորոշման վիճակագրական վերլուծությունը բացահայտեց պատասխանների ճնշման որոշ հակում, որը գտնվում է պատասխանների սպոնտան տատանումների սահմաններում:

5. Ի տարբերություն պարանոցային սիմպատիկ ներվի գրգռման, միջին ուղեղի ցանցանման գոյացույթյան էլեկտրական գրգռումը առաջացնում է կեղևի երկրորդային պատասխանների խիստ ճնշում, որը հատկապես արտահայտված է գրգռման առաջին ֆազում: Երկրորդային պատասխանների սկզբնական ճնշումից հետո երբեմն դիտվում է «խուսափման» երևույթ: Երկրորդային տատանումների գրեթե լրիվ ճնշման հետ միասին դիտվում է առաջնային պատասխանների ամպլիտուդայի որոշ փոքրացում:

6. Ստացված արդյունքները քննարկվում են ցանցանման գոյացության և սիմպատիկ ներվային սիստեմի ֆունկցիոնալ ընդհանրության մասին նոր տեսակների լույսի տակ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алексанян А. М. и Арутюнян Р. С. ДАН СССР, 1959, 125, 1, 236.
2. Айрапетьянц Э. Ш. Физиологич. журн. СССР, 1949, 35, 5, 481.
3. Асратян Э. А., Физиол. журн. СССР, 1935, 18, 5, 739.
4. Ван Тай-Ань, Физиологич. журн. СССР, 1960, 46, 8, 957.
5. Ван Тай-Ань и Белехова М. Г. Физиологич. журн. СССР, 1961, 47, 1, 19.
6. Загорулько Т. М. Электрофизиологический анализ зрительного анализатора у лягушки. Дисс. Л., 1954.
7. Карамян А. И. Физиологич. журн. СССР, 1959, 45, 7, 778.
8. Кулланда К. М. Материалы 1-й научн. конфер., посвящ. пробл. физиол., морф., фарм. и клиники ретикулярной формации головн. мозга. М., 1960.
9. Лю Чжуань-Гуй. Там же.
10. Майоров Ф. П., Неменов И. Н. и Васильев Л. С. Тез. докл. научн. сессии, посвящ. 100-летию со дня рождения акад. И. П. Павлова. М., 1949, 85.
11. Павлов Б. В. Тез. докл. научной сессии ЛГУ. 1955, 25.
12. Попов Н. Ф. Совет невропатолог. психиатр. и психогиг., 1934, в. 11—12, 3.
13. Ройтбак А. И. Проблемы совр. физиол. нерв. и мышеч. систем, Тбилиси, 1956.
14. Соллертинская Т. Н. Влияние экстирпации верхних шейных симпатических узлов на рефлекторную деятельность коры головного мозга кроликов. Дисс., Л., 1958.
15. Соллертинская Т. Н. ДАН СССР, 1957, 112, 1, 167.
16. Швырков В. Б. и Пухальская Н. А. Материалы 1-й научн. конф. физиол., морф., фармак. и клиники ретикул. форм. М., 1960.
17. Bremer E. Brain mechanisms and consciousness, Oxford, 1954, 137.
18. Bonvallet M., Dell P. et Hiebel G. EEG Clin. Neurophysiol., 1954, 6, 4, 599.
19. Brazier M. A. B. Fed. Proc., 1960, 19, 2, 626.
20. Buser P. et Borenstein P. EEG Clin. Neurophysiol., Suppl. 1957, 6, p. 88.
21. Crighel E., Nestianu V. si Kreindler A. Тр. Исследов. по Нейрологии Румынской Акад. наук, 1959, 4, 1.
22. Dempsey E. W. a. Morison R. S. Amer. J. Physiol., 1941, 131, 3, 718.
23. French J. D., Verzeano M. and Mogoun H. W. Arch. Neurol., Psychiat., Chicago, 1953, 69, 519.
24. Forbes A. a. Morison B., J. Neurophysiol., 1939, 2, 112.
25. French J. D., Verzeano M. and Magoun H. W. Arch. Neurol. Psychiat., Chicago, 1953, 69, 505.
26. Gauthier C., Parma M. a. Zanchetti A. EEG Clin. Neurophysiol., 1956, 8, 2, 237.
27. Hagbarth K. E. a. Kerr D. J. Neurophysiol., 1954, 17, 295.
28. Hiebel G., Bonvallet M. et Dell P. Sem. Hop., Paris., 1954, 37, 2347.
29. Holmqvist B., Ingvar D. a. Siesjo B. Acta Physiol. Scand., 1957, 40, 2—3, 146.
30. Ingvar D. H. Ret. Format. of the Brain, Inter-Symp., 1958, 381—408.
31. Murphy J. P. a. Gellhorn E. J. Neurophysiol., 1945, 8, 6, 341.
32. Moruzzi G. a. Magoun H. EEG Clin. Neurophysiol., 1949, 1, 3, 455.
33. Purpura D. P., J. Neurophysiol., 1955, 18, 3, 246.
34. Rothballer A. B. EEG Clin. Neurophysiol., 1956, 8, 4, 603.
35. Vogt M., J. Physiol., 1954, 123, 451.