

УДК 612.826.4:612.825.1

А. Г. МКРТЧЯН, Э. Г. АСТВАЦАТРЯН

ВЛИЯНИЕ РАЗДРАЖЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ СТРУКТУР ЛАТЕРАЛЬНОГО ГИПОТАЛАМУСА НА ИМПУЛЬСНУЮ АКТИВНОСТЬ НЕЙРОНОВ ПЕРИКРУЦИАТНОЙ КОРЫ

В острых опытах на кошках, наркотизированных хлоралозой, исследовали закономерности вовлечения различных групп нейронов сенсомоторной зоны коры в ответные импульсные реакции на раздражение заднего, туберального и переднего отделов латерального гипоталамуса.

Установлено, что разряды корковых нейронов чаще всего вызываются раздражением заднего и туберального отделов.

Сравнение реактивности кортико-рубральных (КР) и неидентифицированных нейронов показало, что КР клетки менее чувствительны к раздражению гипоталамуса и к соматической импульсации.

Одной из актуальных проблем современной нейрофизиологии является взаимоотношение коры больших полушарий с подкорковыми структурами мозга, участвующими в интеграции различных форм деятельности организма. Среди проблем, не получивших своего исчерпывающего разрешения, особое место занимают исследования интимных нейрофизиологических механизмов восходящего гипоталамического влияния на интегративную деятельность ассоциативных систем коры мозга.

В ряде работ при исследовании гипоталамо-корковых взаимоотношений изучены изменения электроэнцефалограммы, свидетельствующие об активизации коры при высокочастотном раздражении гипоталамуса [4, 14, 15].

Результаты исследований характера вызванных потенциалов при раздражении различных структур гипоталамуса указывают на преимущественную связь его задних и латеральных областей с сенсомоторной корой. В частности, фокус максимальной активности обнаружен в пределах передней сигмоидной извилины [3].

До настоящего времени недостаточно изучены нейронные механизмы гипоталамо-корковых восходящих влияний [1, 2, 9].

Описанное Murphy и Gellhorn [17] гипоталамическое облегчение двигательных реакций, вызванных раздражением коры, не связанное с сопутствующими симпатическими эффектами, позволило выдвинуть этим авторам положение, согласно которому гипоталамус участвует также в регуляции соматических функций.

Учитывая вышеизложенное, нами было предпринято исследование импульсных реакций кортико-рубральных (КР) и других нейронов перикруциатной коры на раздражение структур латерального гипоталамуса.

Возможность антидромной идентификации КР нейронов, расположенных на выходе коры, позволяет оценить роль поступающего в кору сигнала при выходе его в виде команды к нижележащим структурам.

Методика

Опыты проведены на 23 взрослых кошках весом 2,4—3,8 кг, наркотизированных хлоралозой (50—70 мг/кг внутривенно).

Голова животного закреплялась в стереотаксическом аппарате. Для предотвращения пульсации мозга производился дренаж в области четвертого желудочка. Череп вскрывался при помощи бормашины в области правого полушария для введения раздражающих и отводящего электродов, после чего кора покрывалась смесью вазелинового масла с воском для предохранения от высыхания и переохлаждения, а также уменьшения ее пульсации. Температура животного поддерживалась на уровне 36—38°C.

Раздражающие электроды с диаметром кончика 20 мкм [11] (униполярное раздражение) стереотаксически [19] вводили в задний ($F=+9$; $L=2,5$; $V=+7$), туберальный ($F=+11,5$; $L=3$; $V=+7,5$), передний ($F=+13,5$; $L=2,5$; $V=+7,5$) отделы латерального гипоталамуса и для антидромного возбуждения корковых нейронов в красное ядро ($F=+4$; $L=2$; $V=+6$) и в пирамидный тракт на уровне продолговатого мозга ($F=-11$; $L=0,5$; $V=-2$).

Нейроны перикруциатной извилины идентифицировались как кортико-рубральные, если их импульсные разряды возникали антидромно — с постоянным латентным периодом (ЛП) и отвечали на каждый из 3—4 стимулов, следовавших с частотой 200/сек и более при раздражении красного ядра (рис. 1а). В случае, когда нейрон разряжался антидромными спайками в ответ на раздражение как красного ядра, так и пирамидного тракта, он относился к популяции кортико-спинальных нейронов, посылающих коллатераль своего аксона в красное ядро. В ряде опытов был использован коллизийный метод антидромной идентификации [13].

Наряду с электроанатомическим методом идентификации корковых нейронов по антидромной реакции, были использованы также элементы функционального тестирования нейронов по величине рецептивных полей по Towe и соотр. [21].

С этой целью в центральные подушечки конечностей вводили игольчатые раздражающие электроды. Если нейрон отвечал на раздражение только одной контралатеральной конечности, то его относили к группе нейронов с малым контралатеральным рецептивным полем, т. е. к s-нейронам по классификации Towe и соотр. Если же нейрон отвечал

на раздражение нескольких конечностей, то его относили ко второй группе нейронов с обширным билатеральным рецептивным полем, т. е. к *m*-нейронам по той же классификации.

Внеклеточную регистрацию вызванной спайковой активности корковых нейронов производили ипсилатерально стеклянными микроэлектродами с диаметром кончика 1—2 мкм и сопротивлением 3—8 мом. заполненными 2 М раствором хлористого натрия или цитрата калия. Структуры латерального гипоталамуса и центральные подушечки ко-

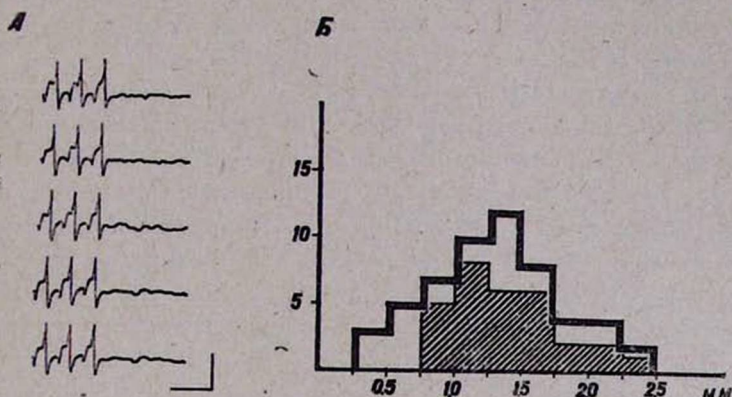


Рис. 1. А. Антидромно вызванные разряды КР нейрона при раздражении красного ядра в ответ на 3 стимула, следующих с частотой 450/сек. Калибровка—300 мкв, 4 мс. Б. Гистограммы распределения КР (заштриховано) и неидентифицированных нейронов по глубине коры.

ночностей раздражали прямоугольными импульсами амплитудой 3—15в, длительностью 0,1—0,2 мс, применяя одиночное либо пачечное (2—4 имп.) раздражение. Потенциалы корковых нейронов предварительно усиливались и регистрировались с экрана двухлучевого осциллоскопа фирмы Alvar. После эксперимента производили контроль местоположения раздражающих электродов.

Результаты исследования и обсуждение

Зарегистрирована вызванная импульсная активность 80 нейронов перикруциатной коры. 30 из них с ЛП 0,6—5,6 мс были идентифицированы в качестве КР нейронов.

Гистограмма распределения зарегистрированных нейронов показала, что большинство КР нейронов (83%) расположено на глубине 0,75—1,75 мм, тогда как неидентифицированные нейроны локализованы также в более поверхностных и глубоких слоях (рис. 1б).

При сравнении эффективности раздражения трех отделов латерального гипоталамуса было установлено, что разряды корковых нейронов легче всего вызываются раздражением заднего и туберального отделов. Из общего числа исследованных нейронов на раздражение заднего (ЗГ), туберального (ТГ) и переднего (ПГ) отделов реагировало 53 (66,3%), 37 (46,3%) и 23 (28,8%) нейрона соответственно. В боль-

шинстве случаев, чтобы вызвать спайковую активность корковых нейронов на раздражение ПГ, требовались стимулы большей интенсивности, чем при раздражении ЗГ и ТГ.

Эти результаты находятся в соответствии с данными, полученными методом регистрации вызванных потенциалов, свидетельствующими о преимущественной связи заднелатеральной области с сенсомоторной корой. Разряды некоторых неидентифицированных нейронов с ЛП 1,5—3,5 мс характеризовались малой флуктуацией ЛП при предъявлении последовательного ряда раздражающих стимулов и, по-видимому, являлись следствием возможной моносинаптической реализации гипоталамических влияний на нейроны перикруциатной коры.

В ряде электрофизиологических [2, 3, 7, 8] и морфологических [4, 6] исследований подтверждается возможность прямых гипоталамо-корковых связей. Данные некоторых авторов об антидромном возбуждении нейронов гипоталамуса при раздражении фронтальной коры свидетельствуют также о прямой гипоталамо-корковой связи [5, 15]. Показано также, что пероксидаза хрена, введенная во фронтальную и теменную кору, распространяется ретроградным аксональным путем до сомы нейронов, расположенных в заднелатеральном гипоталамусе [10, 12, 16]. Гистофлуоресцентным [20, 22] и ауторадиографическим [18] методами установлено, что восходящие волокна медиального пучка переднего мозга, проходящие через латеральный гипоталамус, заканчиваются во фронтальной коре. Существование прямых гипоталамо-корковых проекций свидетельствует об участии гипоталамуса как в ассоциации с РФ, так и независимо от РФ и таламуса в контроле функционального состояния коры.

Часть коротколатентных ответов нейронов перикруциатной коры на раздражение ЗГ и ТГ была идентифицирована как антидромные. ЛП антидромных ответов составлял 0,8—4,5 мс. Примечательно то, что среди клеток, антидромно отвечающих на раздражение гипоталамуса, два нейрона возбуждались антидромно также и в ответ на раздражение красного ядра. С определенной долей осторожности можно предположить, что это КР нейроны, посылающие коллатераль своего аксона в гипоталамус.

Сравнение реактивности кортико-рубральных и неидентифицированных нейронов показало, что КР клетки менее чувствительны к раздражению гипоталамуса; так, из 30 КР нейронов 14 (46,7%), 8 (26,7%) и 7 (23,3%) реагировало на раздражение ЗГ, ТГ, ПГ соответственно, тогда как эти же показатели для неидентифицированных нейронов значительно выше—39 (78%), 29 (58%) и 16 (32%).

Менее чувствительны КР нейроны к соматотетической импульсации. Процент s- и m-нейронов среди КР меньше (13,3 и 70) по сравнению с неидентифицированными нейронами (20 и 76), а число нереагирующих на раздражение конечностей КР нейронов больше (16,7) по сравнению с остальными нейронами (4%). Характерно и то, что средний ЛП ответов КР клеток как на раздражение гипоталамуса, так и на

электрокожную стимуляцию был больше, чем в случае популяции неидентифицированных нейронов.

На раздражение ЗГ, ТГ, ПГ средний ЛП ответов КР нейронов имел значение $19,7 \pm 3,9$ мс (от 6,6 до 57,1), $20,6 \pm 4,4$ мс (от 7,5 до 59,3) и $20,9 \pm 5,2$ мс (от 10,1 до 47,3) соответственно, тогда как средний ЛП ответов неидентифицированных нейронов на раздражение тех же структур составлял $13,8 \pm 1,9$ мс (от 3,3 до 60,6).

На электрокожное раздражение передней контралатеральной, передней ипсилатеральной, задней контралатеральной и задней ипсилатеральной конечностей КР нейроны реагировали с ЛП $35,9 \pm 4,4$ мс (от 9,8 до 98,1), $46,6 \pm 2,4$ мс (от 32,8 до 72) $58,1 \pm 3,1$ мс (от 37,2 до 81,8) и $54,2 \pm 2,3$ мс (от 37,9 до 70,3) соответственно, а неидентифицированные нейроны с ЛП $32,2 \pm 2,4$ мс (от 10,6 до 76,9), $41,2 \pm 2,5$ мс (от 22 до 80,3), $41,4 \pm 2,1$ мс (от 14,5 до 72,7) и $49,2 \pm 2,2$ мс (от 30,3 до 80).

Полисинаптический характер ответов КР нейронов на раздражение гипоталамуса, отсутствие моносинаптических связей последнего с КР нейронами говорит о том, что гипоталамическая импульсация, по-видимому, реализуется как через ретикулярную формацию и неспецифическую систему таламуса, так и посредством внутрикорковых цепей.

Исследование реакции идентифицированных по сенсорным свойствам КР нейронов показало, что гипоталамус наименее эффективен в отношении активации нейронов с малым контралатеральным рецептивным полем. Гипоталамические влияния ориентированы преимущественно на нейроны с большим билатеральным рецептивным полем.

Среди КР нейронов, как и в случае популяций кортико-спинальных и неидентифицированных нейронов, наиболее представительна группа с большим билатеральным рецептивным полем.

Характер взаимодействия центральных и периферических ответов предполагает конвергенцию гипоталамических и соматических импульсов на кортико-рубральные и некортико-рубральные клетках перикруциальной коры, однако, по-видимому, конвергенция и взаимодействие происходят в большинстве случаев до уровня КР нейронов.

Институт физиологии АН Арм. ССР

Поступила 11/X 1979 г.

Ա. Հ. ՄԿՐՏՅԱՆ, Է. Գ. ԱՍՏՎԱԾՍՏՅԱՆ

ԿՈՂՄԱՅԻՆ ՀԴՊՈԹԱԼԱՄՈՒՄԻ ՏԱՐԲԵՐ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔՆԵՐԻ ԳՐԳՌՄԱՆ
ԱԶԳԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ՊԵՐԻԿՐՈՒՑԻԱՏ ԿԵՂԵՎԻ ՆՅԱՐԴԱՔԶԻՋՆԵՐԻ
ԻՄՊՈՒԼՍԱՅԻՆ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Քլորալոգալով անզգայացված կատոնների վրա դրված սուր փորձերում հետազոտվել են ուղեղի կեղևի զգայաշարժական գոտու տարբեր խմբերի նյարդաբջջիչների իմպուլսային պատասխան ռեակցիաների ներգրավման օրինաչափությունները կողմնային հիպոթալամուսի հետին, թմբային և առաջային բաժինների էլեկտրական գրգռման դեպքում:

Յույց է տրված, որ կեղևի նյարդաբջջիների պարպումները ամենից առաջ առաջանում են հիպոթալամուսի հետին և թմբային բաժինների գրգռումից:

Կեղև-կարմիր կորիզային և շնանաչված նյարդաբջջիների ռեակտիվության համեմատությունը ցույց է տվել, որ կեղև-կարմիր կորիզային նյարդաբջջիները ավելի քիչ զգայուն են հիպոթալամուսի գրգռմանը և սոմատո-տիկ իմպուլսացիային:

Աշխատանքում օգտագործված է ոչ միայն բջջիների ճանաչումը ըստ հետադարձ ռեակցիաների, այլև նյարդաբջջիների գործառնական տեսակավորումը ըստ ընկալական դաշտերի մեծության:

A. H. MKRTCHIAN, E. G. ASTVATSATRIAN

EVOKED DISCHARGES OF PERIGRUCIATE CORTEX NEURONS TO STIMULATION OF DIFFERENT STRUCTURES OF LATERAL HYPOTHALAMUS

In acute experiments carried out on anesthetised cats the involvement of different groups of sensorimotor cortex neurons in response reactions following electrostimulation of lateral hypothalamus was studied. It appeared, that discharges of cortical neurons were evoked mostly by stimulation of posterior and tuberal hypothalamus. The comparison of corticorubral and nonidentified neurons reactivity had shown, that the first are less sensitive to hypothalamic and somesthetic impulsations.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арушанян Э. Б., Белоцерцев Ю. А. Нейрофизиология, 1972, 4, стр. 115.
2. Аствацатрян Э. Г., Мкртчян А. Г. Мат. IV Всесоюзной конф. по физиол. вегет. нервн. системы. Ереван, 1976.
3. Баклаваджян О. Г., Аствацатрян Э. Г., Дарбинян А. Г., Еганова В. С. Биол. ж. Армении, 1973, 26, 9, стр. 19.
4. Леонтович Т. А. Автореферат докт. дисс. М., 1973.
5. Кравцов П. Я., Рассохин В. Н. В кн.: Матер. IV Всесоюзн. конференции по физиологии вегет. нервн. системы. Ереван, 1976, стр. 163.
6. Моторина М. В. Журн. эвол. биох. и физиол., 1968, 4, 8, стр. 187.
7. Соллертинская Т. Н. Физиол. журн. СССР, 1968, 54, 4, стр. 426.
8. Сторожук В. М., Владимирова И. А., Козырева Т. В., Неделькина С. В. Журн. высш. нервн. деят., 1968, 18, стр. 1017.
9. Arikuni T. Brain Res., 1976, 111, 1, 41.
10. Arikuni T., Ban Jr. Exp. Brain Res., 1978, 32, 1, 69.
11. Bagshaw E. V., Evans M. H. Exp. Brain Res., 1976, 25, 4, 391.
12. Bentivoglio M., Maechl J., Rossini P. Exp. Brain Res., 1978, 31, 4, 489.
13. Bolsaege-Schepens N., Hanus R. M. Arch. Int. Physiol. Biochem., 1973, 81, 1, 135.
14. Brooks V. B., Rudomin P., Slauman C. L. Neurophysiol., 1961, 24, 286.
15. Edlinger H., Stegal A., Trolano R. Brain Res., 1975, 97, 1, 17.
16. Klevit J., Kuypers H. G. Science, 1975, 187, 4177, 660.
17. Murphy J. P., Gellhorn E. J. Neurophysiol., 1945, 8, 6, 341.
18. Pickel V. M., Segal M., Bloom F. E. J. Camp. Neurol., 1974, 155, 1, 15.
19. Reunzo-Suarez T. Topographischer hirn-atlas der Katze. Darmstadt, 1961.
20. Toyama M., Moeda T., Shtnizu N. Brain Res., 1974, 79, 1, 139.
21. Towe A. L., Patton H. D., Kennedy T. T. Exp. Neurol., 1933, 8, 3, 220.
22. Ungerstedt U. Acta Physiol. Scand. 1971, 82, suppl. 337, 1.