

24. Murakami F., Tsukahara N., Fujito Y. Exp. Brain Res., 30, 2, 245—258, 1977.
25. Naito H., Nakamura K., Kurosaki T., Tamura Y. Brain Res., 19, 2, 299—301, 1970.
26. Rénvik E. Neurosci. Lett., 44, 311—316, 1984.
27. Tracey D. J., Asanuma C., Jones E. G., Porter R. J. Neurophysiol., 44, 532—554, 1980.
28. Tsukahara N. Adv. Biophys., 15, 131—172, 1982.
29. Villablanca J. R., Burgess J. W., Benedetti F. Brain Res., 368, 205—226, 1986.
30. Villablanca J. R., Gomez-Pinilla F. Brain Res., 410, 2, 219—231, 1987.
31. Yamamoto T., Sumejima A., Oka H. Brain Res., 437, 369—374, 1987.

Поступило 9.VII 1990 г.

Биол. журн. Армении, № 10—11.(43) 1990

УДК 612.826

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕЙРОНОВ СПЕЦИФИЧЕСКОГО ВЕНТРАЛЬНОГО ЗАДНЕЛАТЕРАЛЬНОГО ЯДРА ТАЛАМУСА ПРИ ЧАСТОТНОМ РАЗДРАЖЕНИИ СОМАТО-ВИСЦЕРАЛЬНЫХ АФФЕРЕНТНЫХ СИСТЕМ

И. Г. ТАТЕВОСЯН, Л. Г. ВАГАНЯН, Р. А. БАГДАСАРЯН,
Э. Г. КОСТАНИН, Н. Э. ТАТЕВОСЯН

Институт физиологии им. Н. А. Орбели АН Армении, Ереван

Показано, что градуальное повышение частот раздражения седалищного, лучевого и чревного нервов от низких к средним приводит к увеличению числа реагирующих единиц в вентральном заднелатеральном ядре таламуса. Выявлены облегчающие, угнетающие и смешанные эффекты. Угнетающие эффекты более выражены при стимуляции чревного нерва. В смешанных реакциях при раздражении всех трех исследуемых нервов преобладают эффекты облегчения фоновой активности нейрона при низкочастотной и угнетения при высокочастотной стимуляции. Установлен сравнительно низкий уровень конвергентных свойств нейронов. Мономодальные «висцеральные» нейроны не обнаружены.

Ներուտալ-բրախիալ և Ռ-տուրկուրարիսով անշարժացված կառույցների վրա ուսումնասիրվել է նստային, ճանաչային և ընդերային ներվերի հաճախական գրգռումների ազդեցությունը թալամուսի փոքրիկ ճեղքի նեյրոնային ակտիվության վրա: Յուրյց է տրված, որ գրգռների հաճախականության աստիճանական բարձրացումը ցածրից (1—6 Հց) դեպի սիլին հաճախականություններ (10—30 Հց) բերում է սկստասիսանոց ներոնների թանակի մեծացման:

Բացահայտվել են հեշտացնող, ճնշող և խառը էֆեկտներ, ճնշող էֆեկտները ալելի արտահայտված են ընդերային ներվի գրգռման ժամանակ (49 %): Բարձր էրեք ուսումնասիրվող ներվերի գրգռման դեպքում խառը ռեակցիաների ժամանակ գերազանցում են այն էֆեկտները, որոնք ներոնների ֆոնային ակտիվությունը հեշտանում է ցածր հաճախականության և մեղմում՝ բարձր հաճախականության գրգռումների ժամանակ:

Հաստատված է նեյրոնների զուգամիտության համեմատարար ցածր մակարդակ (26,7 %): Միարևույթ «ընդերային» նեյրոններ չեն հայտնաբերված:

Сокращения: ВЗЛ ядро—вентральное заднелатеральное ядро, ФМА—фокус максимальной активности.

Increasing of VPL neuronal responsiveness to the gradual increasing of sciatic, radial and splanchnic nerves stimulation rate (1—6 Hz to 10—30 Hz) has been shown in anaesthetized (Nembutal—Chloralose) and immobilized (D-Tubocurarine) cats. Facilitatory, depressing and mixed effects are shown as well. More considerable depressing influences of splanchnic stimulations (49%) should be emphasized. In most cases facilitation of phonic stimulation due to the low-frequency stimulations, and its depression after high-frequency stimulations were recorded. Comparatively low level of convergence effects (26.7%) and absence of monomodal responses to splanchnic stimuli were revealed.

Нервы седалищный, лучевой и чревный—вентральное латеральное ядро таламуса.

Исследование роли и степени участия высших сенсорных образований мозга в интеграции периферических импульсов до настоящего времени является одной из центральных проблем нейрофизиологии. В ряде работ показано, что восприятие, определенный анализ и предварительная обработка соматовисцеральной импульсации происходит на всех уровнях центральной нервной системы—от спинного мозга до коры больших полушарий [2, 4, 8—11].

Известно, что таламус, особенно его вентробазальный комплекс, является одной из центральных структур, участвующих в этой деятельности. Наиболее значительный вклад в изучение проблемы участия таламуса в интегративной деятельности мозга внесли исследования Дуриньяна [3], выполненные методом регистрации вызванных потенциалов, и Шановаловой [5], Шановаловой, Ширяева [6, 7], показавшие изменения нейронной активности ВЗЛ ядра при соматовисцеральных поступлениях. Ранее нами были изучены особенности конвергенции и характер взаимодействия соматовисцеральных одиночных посылок на нейронах ВЗЛ ядра таламуса [1]. Целью настоящей работы являлось исследование реакций нейронов указанного ядра в ответ на градуальное повышение частоты стимуляций соматических и висцеральных нервов, поскольку именно частотный параметр афферентных импульсов играет важную роль в определении информативности сигналов и может служить функциональной базой для формирования адекватных поведенческих реакций.

Материал и методика. Опыты проводили на кошках, наркотизированных нембуталом, алаузой (50 и 10 мг/кг соответственно) и обездвиженных Д-тубокурином. Внеклеточную импульсную активность регистрировали с помощью стеклянных микроэлектродов, заполненных 4%-ным раствором процентного красного. Нейрональную активность при частотной стимуляции записывали на магнитофоне. В дальнейшем магнитную запись выводили на экран осциллографа и регистрировали на пленке фоторегистратора ФОР-2. Микроэлектроды вводили в ядро по координатам стереотаксического атласа Джаспера и Аймон-Марсана [12]. В конце каждого опыта производили монофоретические окрашивание положения микроэлектрода с последующей проверкой на гистологических срезах. Периферические нервы (седалищный, лучевой и чревный) раздражали погруженными биполярными серебряными электродами. Применяли частотные (1—100 Гц) надпороговые стимулы с целью активации не только низкочастотных, но и более высокочастотных групп афферентных волокон. Длительность действия ритмического раздражения не превышала 1 сек.

Результаты и обсуждение. В вентральном заднелатеральном ядре таламуса на частотную стимуляцию седалищного, лучевого и чревного нервов был испытан 101 нейрон. По частоте фоновой импульсной активности нейроны разделены на три группы: I—нейроны с фоновой активностью 1—5 имп/сек (69,3%); II—6—10 имп/сек (24,7%) и III—11 и выше имп/сек (6%). Как видно, значительно преобладают нейроны с частотой фоновой активности 1—5 имп/сек. Нейроны разряжались обычно единичными и редко пачечно-групповыми типами фоновой активности.

Влияние частотного раздражения седалищного нерва было изучено на 81 нейроне, лучевого—67 и чревного—64 нейронах. Из них на однократное, низко- и высокочастотное раздражения реагировало соответственно 96,3, 99 и 87,5%.

Следует отметить, что градуальное повышение частоты раздражения от низкой к средней (1—6 Гц и 10—30 Гц) приводило к увеличению числа реагирующих единиц, что было наиболее характерным для чревного нерва, когда процент реагирующих единиц от 58,8 достигал 85,5 (рис. 1, В-1, 2). Дальнейшее повышение частоты раздражения до 50—

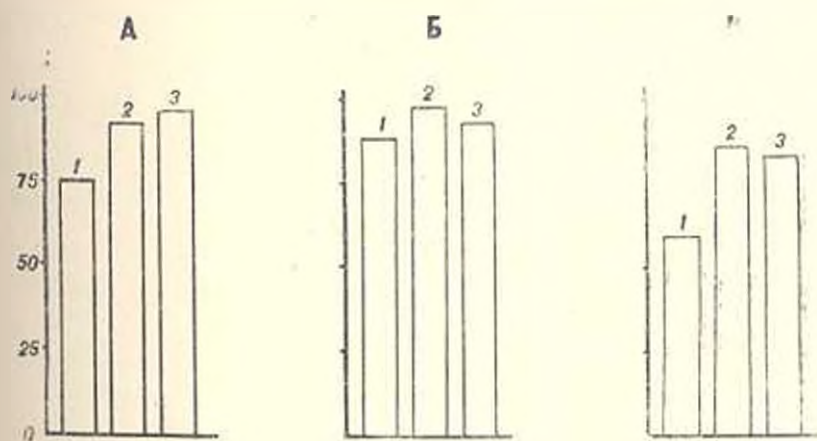


Рис. 1. Гистограмма реактивности нейронов ВЗЛ ядра при повышении частоты раздражения седалищного (А), лучевого (Б) и чревного (В) нервов: 1—частота ритмического раздражения 1-6 Гц; 2—10-30 Гц; 3—50-100 Гц.

100 Гц приводило к незначительному изменению числа реагирующих единиц в сторону увеличения в случае стимуляции седалищного нерва (А-3) и в сторону уменьшения при стимуляции лучевого (Б-3) и чревного (В-3) нервов.

При частотной стимуляции как седалищного и лучевого, так и чревного нерва выявлены облегчающие, угнетающие и смешанные эффекты (рис. 2). Угнетающие эффекты более выражены при стимуляции чревного нерва, они составляли 49% (В-1). Смешанные эффекты, когда нейрон на низкочастотную стимуляцию реагирует одним типом реакции, а на высокочастотную—противоположным, преобладают при раздражении лучевого нерва (Б-1). Обычно в разнонаправленных реакциях при

раздражении всех трех исследуемых нервов преобладают эффекты, когда фоновая активность нейрона облегчается при низкочастотной и угнетается при высокочастотной стимуляции.

При стимуляции исследуемых периферических нервов наблюдались два типа возбудительных реакций: фазический и тонический. Однако их соотношение было сминуто в сторону превалирования фазического типа реакции (А-2, Б-2, В-2). Процентное соотношение однопольных и разнонаправленных эффектов приведено во фрагментах 3 того же рисунка.

Для полной характеристики влияния частотного раздражения исследуемых нервов были изучены также и постстимуляционные эффекты. Нами выделены три типа постстимуляционных эффектов: 1—продолжение эффекта стимуляции, 2—реакции, противоположные эффекту стимуляции, 3—восстановление фоновой активности сразу по прекращении стимуляции. Процентное соотношение этих типов последствия показано на фрагментах 4 рисунка 2. Если выключение стимуляции седалищ-

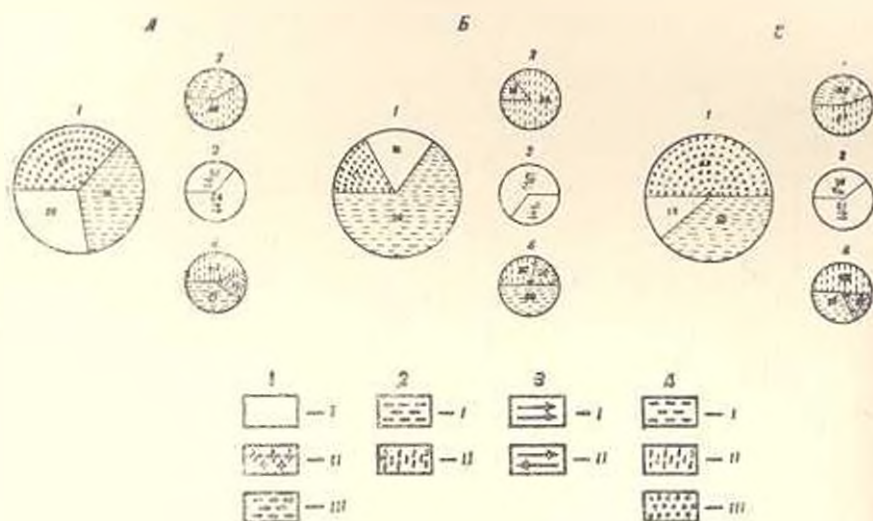


Рис. 2. Диаграммы процентных соотношений эффектов частотного раздражения седалищного (А), лучевого (Б) и чревного (В) нервов на фоновую активность нейронов ВЗЛ ядра. 1. I—облегчающие; 1 II—угнетающие; 1 III—смешанные эффекты. 2. I—тонические; 2 II—фазические реакции; 3. I—однопольные; 3 II—разнонаправленные реакции. 4. I—продолжение; 4 II—прекращение; 4 III—противоположные реакции.

ного и чревного нервов в большинстве случаев сразу же приводило к восстановлению исходной фоновой ритмики, но при прекращении раздражения лучевого нерва чаще эффект стимуляции продолжался.

Следует отметить, что соматоактивируемые нейроны, расположенные в зоне своих представительств ближе к фокусу максимальной активности, реагировали четким вызванным фазовым возбуждающим типом реакции и были более устойчивыми к градуальному повышению частоты стимуляции. В то же время в ФМА представления чревно-

го нерва «висцеральные» нейроны оказались менее способными к воспроизведению частоты стимуляции. Пример реакции нейрона, локализованного в зоне представительства лучевого нерва вблизи ФМА, продемонстрирован на рис. 3. На ритмичную одиночную стимуляцию луче-

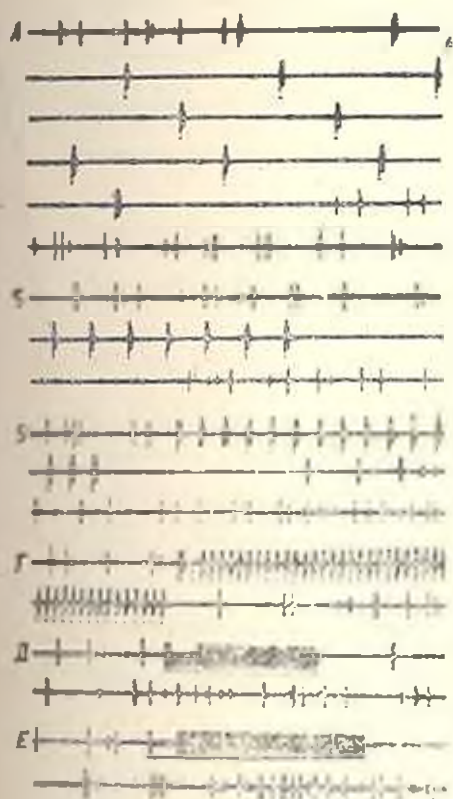


Рис. 3. Пример влияния частотного раздражения лучевого нерва на фоновую активность нейрона, в зоне представительства данного нерва. А—Е—частота раздражения 1, 4, 8, 16, 34 и 56 Гц соответственно. Калибровка—300 мс.

вого нерва одновременно реагируют два нейрона—высокоамплитудный и низкоамплитудный (А). При градуальном повышении частоты стимуляции от 4 до 8 Гц (Б, В) оба нейрона отвечают вспыхившим разрядом, четко приуроченным к каждому стимулу. При этом и период стимуляции фоновая активность угнетается. После прекращения стимуляции происходит сравнительно быстрое восстановление фоновой ритмики обоих нейронов. При стимуляции частотой 16 Гц (Г) оба нейрона продолжают следовать частоте раздражения, пропуская только второй стимул, однако наблюдается уменьшение числа спайков в вызванных ответах. При дальнейшем повышении частоты стимуляции высокоамплитудный нейрон после ответа на первый стимул не реагирует на следующие, а затем, «усваивая» возрастающий ритм стимуляции, начинает синхронно реагировать на каждый стимул одиночным спайком (Д, Е.). При этом синхронная импульсная активность низкоамплитудного нейрона при частоте стимуляции 34 Гц (Д) нарушается, а при дальнейшем ее повышении (56 Гц) полностью угнетается.

Нами выделена также группа нейронов, локализованная вне зоны представительства исследуемых нервов, тип ответов которых на градуаль-

ное повышение частоты раздражения отличался от таковых, расположенных вблизи ФМА. Пример такого нейрона продемонстрирован на рис. 4. Нейрон с редкой фоновой активностью на ритмичное раздраже-

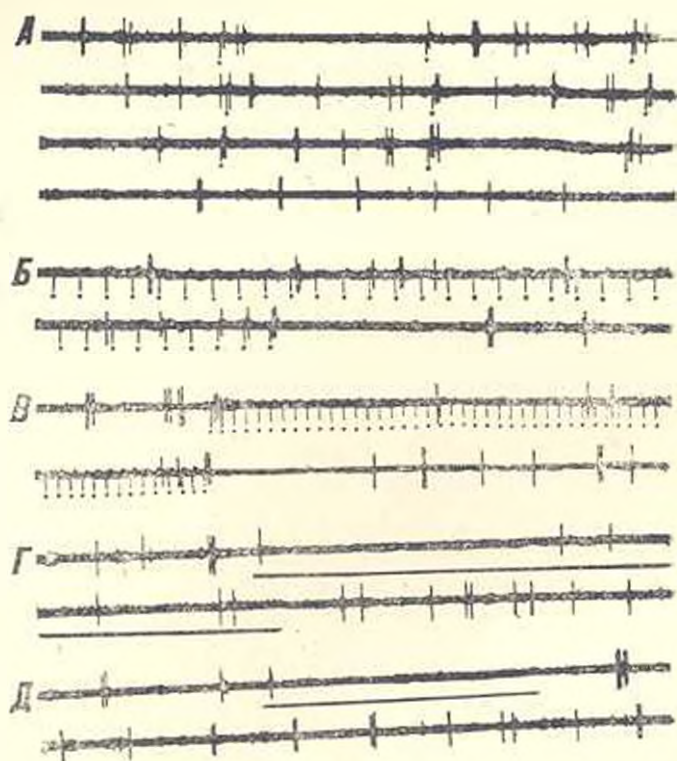


Рис. 4. Пример влияния частотного раздражения чревного нерва на фоновую активность нейрона вне зоны представительства данного нерва. А—Д—ритмичное раздражение с частотой 1, 9, 18, 32, 56 Гц соответственно. Калибровка—300 мс.

ние чревного нерва с частотой 1 Гц реагирует вызванным разрядом (А). В этом случае частота фоновой активности в период стимуляции заметно не меняется. При повышении частоты стимуляции до 9 и 18 Гц (Б, В) наблюдается частичное угнетение фоновой активности и уменьшение количества стимулосвязанных разрядов. Угнетающий эффект продолжается около одной секунды после выключения раздражения, затем фоновая активность восстанавливается до исходного уровня. Дальнейшее повышение частоты стимуляции до 32 и 56 Гц (Г, Д) приводит к углублению угнетающего эффекта в период стимуляции. После прекращения раздражения наблюдается некоторое облегчение спонтанной активности по сравнению с исходным фоном.

Конвергентные свойства нейронов при частотном раздражении седалищного, лучевого и чревного нервов.

Из 101 нейрона всего 27 единиц (26,7%) реагировали на частотную стимуляцию всех трех исследуемых нервов. 64,3% составили нейроны, которые отвечали на раздражение либо висцерального и одного из со-

чатических нервов (53,8%), либо на оба соматических нерва (46,2%). Мономодальные нейроны составили 9%, и все они, как правило, отвечали только на соматические афферентные послышки. Мономодальные «висцеральные» клетки в наших опытах не были обнаружены.

Несмотря на то, что у большинства конвергентных нейронов при высокочастотной стимуляции наблюдается эффект угнетения, было бы неправильно говорить об односторонности их реакций, поскольку при раздражении разных нервов низкими и средними частотами они ведут себя по-разному. Пример приведен на рис. 5. Фоновоактивный нейрон

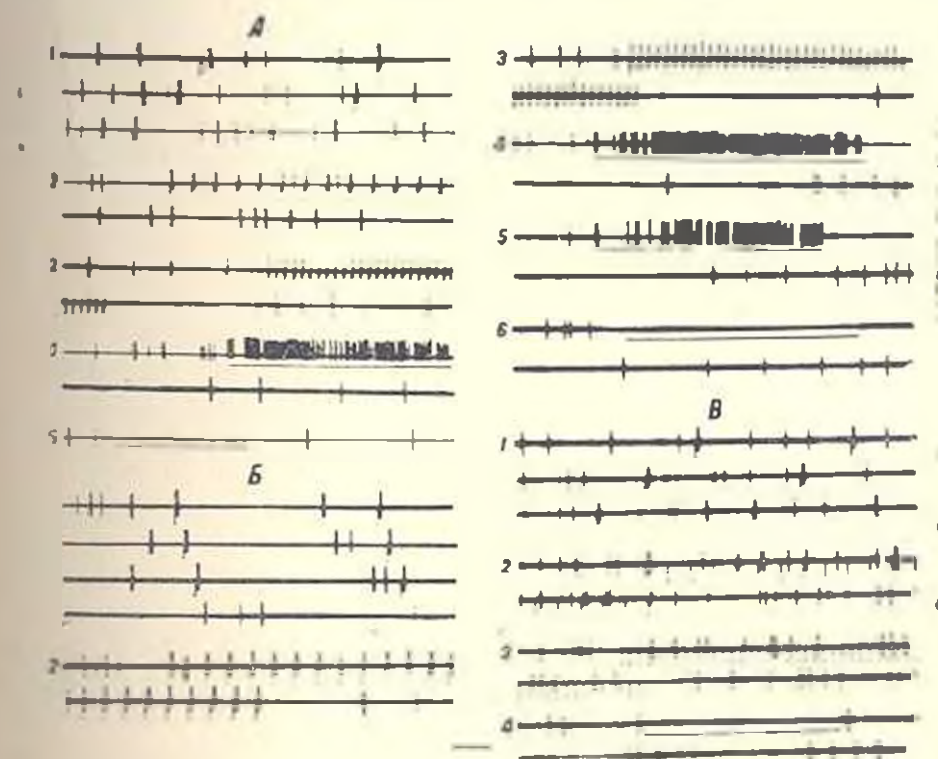


Рис. 5. Пример угнетающего влияния частотного раздражения лучевого (А), седалищного (Б) и чревного (В) нервов на фоновую активность конвергентного нейрона ВЗЛ ядра. А—1, 2, 3, 4, 5—стимуляция лучевого нерва частотами 1, 4, 8, 20, 35 Гц. Б—1, 2, 3—стимуляция седалищного нерва частотами 1, 8, 50 Гц. В—1, 2, 3—стимуляция чревного нерва частотами 1, 12, 50 Гц соответственно. Калибровка—300 мс.

на ритмическое раздражение лучевого нерва реагирует вызванным разрядом с одновременным полным угнетением фоновой импульсации (А-1). При частоте стимуляции 4 Гц нейрон все еще воспроизводит ритм стимуляции (А-2). При дальнейшем повышении частоты раздражения до 8 Гц (А-3) на первый стимул он реагирует характерным вызванным разрядом, пропускает последующие три стимула, затем, как бы «уснавшая» ритм стимуляции, отвечает на каждый стимул уже одним спайком. При частоте стимуляции 20 Гц (А-4) повторяется та же картина, а стимуляция 40 Гц (А-5) вызывает лишь ответ на первый стимул с последующей полной блокадой вызванных разрядов. Это угнетение продолжается

после выключения раздражения от 1,5 до 4,5 сек в зависимости от частоты стимуляции. Тот же нейрон на стимуляцию седалищного нерва реагирует постепенно развивающимся угнетением (Б-1, 2), которое уже при частоте 50 Гц углубляется до полного подавления ответа (Б-3). Однако постстимуляционное угнетение фоновой активности в этом случае выражено слабо. На ритмичное одиночное раздражение чревного нерва данный нейрон не реагирует (В-1). При повышении частоты стимуляции до 12 Гц наблюдается полное угнетение импульсной активности в течение всего периода действия раздражения, а при снятии стимуляции относительно быстро восстанавливается исходный уровень фоновой активности (В-2). Повышение частоты стимуляции до 50 Гц не приводит к изменению характера реакции (В-3). Таким образом, несмотря на односторонность реакций при частотной стимуляции всех трех исследуемых нервов проявляются тонкие различия в эффектах как на протяжении всего периода действия стимуляции, так и в постстимуляционном периоде.

В ряде случаев регистрировались нейроны (6 единиц), которые на стимуляцию всех трех периферических нервов при всех частотах раздражений реагировали однотипными реакциями—при низких и средних частотах—вызванным ответом, а при высокочастотной стимуляции—полным угнетением вызванной реакции.

Анализ результатов, полученных при исследовании влияния частотного раздражения периферических нервов (при постоянной силе и длительности стимуляции), выявил ряд особенностей реакций нейронов. Наиболее характерной реакцией нейронов ВЗЛ ядра в ответ на низкочастотную стимуляцию (до 6 Гц) как висцерального, так и соматических нервов является эффект облегчения, проявляющийся чаще в виде вызванных фазных разрядов на каждый последовательный стимул, в большинстве случаев с одновременным подавлением фоновой активности в межстимульном интервале. Дальнейшее повышение частоты стимуляции приводит к изменению характера реакции или к усилению начального эффекта. У значительной части исследуемых нейронов при переходе к средним (10—30 Гц) и высоким (60—100 Гц) частотам стимуляции наблюдается угнетение импульсной активности вплоть до полного ее подавления, продолжающееся также в постстимуляционном периоде. Подобные единицы включены нами в группу нейронов, проявляющих реципрокность ответов. У остальной, меньшей части нейронов, эффект облегчения усиливается по мере градуального повышения частоты раздражения.

Как было отмечено, при переходе к средним и высоким частотам стимуляции соматических и висцеральных нервов в большинстве случаев возрастает угнетающее влияние, что, по всей вероятности, можно объяснить, с одной стороны, вовлечением ретикуло-таламических тормозящих систем, с другой—активацией тех тормозных механизмов, которые заложены во всех ядерных образованиях таламуса, в том числе и в ВЗЛ ядре.

К формированию тонических возбудительных реакций в нейронах ВЗЛ ядра, наблюдаемых в сравнительно меньшем количестве, следует предполагать, причастна ретикулярная формация ствола мозга, с которой афферентные системы исследуемых периферических нервов имеют тесные связи.

Усиление степени выраженности эффектов при постоянном повышении частоты стимуляции, очевидно, можно объяснить как подключением дополнительных синаптических контактов на пути к исследуемому ядру, так и, возможно, вовлечением внутриталамических интернейронных механизмов.

Наши данные показали, что применение ритмического средне- и высокочастотного раздражения соматических и, особенно, висцерального нерва приводит к значительному увеличению числа реагирующих единиц, а также количества конвергентных нейронов по сравнению с одиночной ритмической стимуляцией. Вероятно, повторная стимуляция, помимо активации низковоловых афферентов группы А и быстропроводящей фракции волокон группы А, способна возбуждать более медленнопроводящие фракции волокон исследуемых периферических нервов.

Нейроны, расположенные в зоне представительства исследуемого нерва, на стимуляцию данной модальности отвечали четкой и стабильной реакцией. Короткий скрытый период ответов этих нейронов и синхронное воспроизведение ритма раздражения указывают на то, что на них, видимо, переключаются прямые соматические и висцеральные афферентные пути. Реакции тех же нейронов на ритмические афферентные послышки другого происхождения были слабыми и имели тонический характер.

Конвергенция интеро- и экстероцептивных сигналов на одних и тех же нейронах ВЗЛ ядра согласуется с данными электрофизиологических исследований о существовании широкого перекрытия проекции исследуемых афферентных систем [3, 10]. Наличие гетерогенной конвергенции и описанные нами тонкие различия при частотной стимуляции всех исследуемых нервов обусловлены, во-первых, неодинаковым количественным и качественным составом соматических и висцеральных афферентов, во-вторых, опосредованием нисходящих афферентных импульсов через ряд переключений в различных стволовых структурах, число и свойства которых, по-видимому, также неодинаковы, и в-третьих, сложностью структурной и функциональной организации самих таламических ядер. В последнем случае имеем в виду существование специального интернейронального тормозного и возбуждающего аппаратов, вставленных в различные внутри- и межъядерные нейронные цепи, благодаря деятельности которых модулируется активность на уровне одной клетки [5, 6, 10]. Причастность этого аппарата к формированию взаимосвязанных процессов возбуждения и торможения, выражающихся в различных паттернах активности нейронов, создающих сложные, многокомпонентные конфигурации как в период раздражения, так и в постстимуляционном периоде, не вызывает сомнения. Естественно, использование интруклеточного метода исследования поможет более точно раскрыть истинные механизмы описанных явлений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Айрапетян А. А., Вагинян Л. Г., Татевсян Н. Г. Физиол. журн. СССР, 68, 7, 976—984, 1982.
2. Баклавиджян О. Г., Висцеро-соматические афферентные системы гипоталамуса. 212, Л., 1985.
3. Дуринян Р. А., Центральная структура афферентных систем. 187, Л., 1965.
4. Серков Ф. Н., Казаков В. Н. Нейрофизиология таламуса, 231, Киев, 1981.
5. Шаповалова К. Б. Роль корковых и подкорковых структур в сенсомоторной интеграции. 182, Л., 1987.
6. Шаповалова К. Б., Ширяев Б. И. ДАН СССР, 184, 4, 1007—1010, 1969.
7. Шаповалова К. Б., Ширяев Б. И. В кн.: Механизмы вызванных потенциалов мозга. 124—130, Л., 1971.
8. Albe-Fessard D. In Contributions of sensory physiology, New York, London, Acad. Press, 2, 101—167, 1967.
9. Harris F. A. Nature, 225, 5232, 559, 562, 1970.
10. Harris F. A. Exp. Neurol., 58, 2, 149—170, 1978.
11. Tsutomu T., Nakamura S. Exp. Brain Res., 21, 2, 195—210, 1974.
12. Jasper H. H., Ajmone-Marsan A. The national research council of Canada, 71 (Ottawa), 1954.

Поступило 9.VII 1990 г.

Биолог. журн. Армении, № 10—11, (43), 1990

УДК 612.826.5:611.815.44

ПЛАСТИЧЕСКАЯ РЕОРГАНИЗАЦИЯ В ИПСИЛАТЕРАЛЬНОЙ МОЗЖЕЧКОВО-РУБРАЛЬНОЙ СИСТЕМЕ ПОСЛЕ РАЗРУШЕНИЯ КОНТРАЛАТЕРАЛЬНОГО ПРОМЕЖУТОЧНОГО ЯДРА МОЗЖЕЧКА

С. А. БАДАЛЯН, Дж. С. САРКИСЯН, В. Н. ПОГОСЯН

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

Методом ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрена исследован феномен коллатерального аксонного спраутинга в мозжечково-рубральной системе после предварительного разрушения контралатерального промежуточного ядра мозжечка (в сроки до 3 месяцев) у взрослых кошек. Показано формирование ипсилатерального мозжечково-рубрального коллатерального спраутинга аксонов нейронов всех трех центральных ядер мозжечка.

Պերոքսիդազա խրենի օրտրոգրադ տրանսպորտի մեթոդի միջոցով հետազոտվել է արտանային կոլատերալի սպրաուտինգի երևույթը ուղեղիկա-կարմիր կորիզային համակարգի մեջ ուղեղիկի հակակողմնային միջադիր կորիզի նախնական վնասումից հետո՝ (ժամանակահատվածը մինչև 3 ամիս) մեծահասակ կատուների մոտ:

Ցույց է տրված ուղեղիկի բոլոր երեք կենտրոնական կորիզների նկյունների արտանային կոլատերալի սպրաուտինգի միակողմանի ձևավորումը ուղեղիկային կարմիր կորիզային համակարգում:

The phenomenon of the collateral axonal sprouting was investigated in cerebello-rubral systems on adult cat after lesion of contralateral cerebellar nucleus interpositus (within the period to three months) by met-

Сокращения: ПЯМ—промежуточное ядро мозжечка; КЯ—красное ядро; КПЯМ—контралатеральное промежуточное ядро мозжечка; ИПЯМ—ипсилатеральное промежуточное ядро мозжечка; ПХ—пероксидаза хрена.