

дипенсия не обладали какой-либо значительной ростостимулирующей активностью.

Проведенное исследование по определению ростостимулирующей активности фурановых производных α , β -непредельных γ - и δ -лактонов в отношении колеоптилей летней пшеницы позволяет квалифицировать их в качестве эффективных ростостимуляторов, что согласуется с литературными данными [2, 3, 5].

ЛИТЕРАТУРА

1. Аветисян А. А., Давсян М. Т. Усп. химии, 46, 1250, 1977.
2. Аветисян А. А., Меликян Г. С., Согомонян С. А. Биолог. журн. Армении, 12, 9—10, 956, 1989.
3. Аветисян А. А., Галстян А. В., Меликян Г. С., Согомонян С. А. Биолог. журн. Армении, 42, 11, 1026, 1989.
4. Аветисян А. А., Каграмлян А. С., Меликян Г. С. Арм. хим. ж., 42, 708, 1989.
5. Lechwehster L. Progress in the Chemistry of Organic Natural Products, N. — Springer-Verlag, 35, 133, 1978.
6. Ran J. S. Chem. Rev., 71, 625, 1976.
7. Kartitzky A. R. Comprehensive Heterocyclic Chemistry, N. — Y. Pergamon Press, 3, 737, 1984.
8. Parfessy A., Avestislan A. A., Aknozartan A. A., Melikian G. S. Coll., 51, 1966, 1989.
9. Melikian G. S., Avestislan A. A., Seferia V., Sotomayova E., Caplowsky A. Chem. pap. (в печати).
10. Schroeder C. H., Litch K. P. J. Amer. Chem. Soc., 75, 1886, 1953.
1. Seberka V., Stepanov H., Suloris V. Poinohospodarstvo (УСФ), 35, 7, 593, 1989.

Поступило 25.IV 1990 г.

Биолог. журн. Армении, № 4,(44),1991

УДК 612.826.4

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЭФФЕКТОВ РАЗДРАЖЕНИЯ СРЕДНИЙНОГО ЦЕНТРА И РЕТИКУЛЯРНОГО ЯДРА ТАЛАМУСА НА АКТИВНОСТЬ НЕЙРОНОВ СОМАТОСЕНСОРНОЙ ОБЛАСТИ КОРЫ У КОШЕК

А. А. АПРАЦЕЦЯН

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

В опытах на бодрствующих кошках показано, что 80 и 84% нейронов заднекрестцевидной области коры реагирует на стимуляцию срединного центра и ретикулярного ядра таламуса со скрытыми периодами 0,9—30 и 2,0—40 мс соответственно. Реактивности нейронов переднекрестцевидной зоны выражена слабее: 77 и 38%. Синхронизирующее влияние срединного центра значительно превышает таковое ретикулярного ядра. Стимуляция последнего преимущественно оказывает угнетающее влияние. Показатели параллельно зарегистрированных потенциалов поля в целом совпадают с результатами микроэлектрофизиологических исследований. После коркового введения раствора пероксидазы хрена окрашенные клетки обнаруживаются только в срединном центре.

Զանգղայացիան կատուների մոտ փորձերում ցուց է տրված, որ կեղևի մարմնակառուցող ճանաչող հատվածի նեյրոն մարզի նեյրոնների 80% և 84% պատասխանում են տեսողական բրզի միջային կենտրոնակառուցող և ցանցանման կորիզներին

զրգուճներին 0,9—30 մվրկ. և 2—40 մվրկ. տոտանումներ բենցոզ գուղտնի շրջաններով, նույն հատվածի տառչնային մարզի ներքոնների պատասխանելու ընդունակությունները ավելի **բարձր** ևն արտահայտված 77% և 38%: Ճանցանման կորիզի զրգուճները առավելագույն թղնում են արգելակի: Եզրեցություններ:

Ջուզանն զրառված դաշտային պատենցիախների յուցանիչները, ընդհանուր գծերով, համընկնում են միկրոէլեկտրաֆիզիոլոգիական տվյալներին: Սովորողի գերբարդի լուծային կեղևային ներարկումից հետո, ներկված ներքոններ հայտնարելի են միայն միջային կենտրոնական կորիզում:

Considerable responsiveness units of postcruciate units to the thalamic centrum medianum (80%) and reticular (84%) nuclei stimulations are shown in immobilized by D-tubocurarine cats. Latency oscillations were 0.9—30 ms and 2—40 ms. Responsiveness of precruciate neurons was comparatively low (77% and 38%). Predominancy of centrum medianum synchronizing effects (30%) comparing with the reticular stimulations (9%) was shown as well. Reticular influences had mostly (85%) depressive nature. Simultaneously recorded field potentials also had different duration and amplitude indexes and, on the whole, were parallel with the data obtained in unit activity records.

Кора больших полушарий—срединный центр—ретикулярное ядро.

Хотя проблемам таламо-корковых отношений посвящены многочисленные работы, все же многие вопросы, в частности, исследование нейрофизиологических и нейроанатомических особенностей участия различных таламических ядер в активации таламо-корковых микроциркуляторных кругов, до сих пор не сняты с повестки дня. Можно согласиться с утверждением Уайта [13] о том, что в настоящее время наши знания в указанной области находятся на таком уровне, что пока необходимо накопление возможно детализированных фактов для создания условий переоценки существующих теорий и разработки новых. Некоторые противоречивые сведения относительно нейрофизиологической и нейрохимической природы проекций неспецифических структур таламуса [5, 7, 10, 11] делает такую переоценку крайне необходимой. Проблема приобретает большую значимость, если учесть существование различных связей между таламусом и корой, а также в связи с переносом исследования физиологических механизмов феномена спраутинга в область таламо-корковых отношений [4].

Материал и методики. Опыты проведены на взрослых кошках в условиях искусственного дыхания, обездуженных D-тубокурарином. Хирургические процедуры проводили под эфирно-небуталовым наркозом, после чего в течение всего периода опытов края мышц орошали раствором новокаина. Проводили также другие процедуры (введение раствора глюкозы, нагревание и т. д.) для поддержания нормального функционального состояния животных.

Стимулирующие концентрические электроды вводили в срединный центр (F-7) и ретикулярное ядро (F-13) по координатам стереотаксического атласа Джаспера и Аймон-Марсена. Использовали одиночные, низкочастотные (3—12 Гц) и высокочастотные (до 100 Гц) раздражения. Длительность импульсов 0,1—0,5 мс; напряжение 3—5 В.

С помощью стеклянных микропипеток с кончиком около 1 мм регистрировали внеклеточную активность нейронов и потенциалы поля. Проведены также нейроанатомические исследования с помощью метода обратного аксонного транспорта пероксидазы хрена (типа Сигма-6), путем микроинъекции его раствора в соматосенсорную кору.

После каждого эксперимента локализацию раздражающих электродов и глумусе проверяли на гистологических срезах.

Результаты и обсуждение. а. Общие наблюдения. Нейроны заднекрестцевидной зоны соматосенсорной коры оказались почти одинаково ответоспособными в отношении стимуляции срединного центра (80%) и ретикулярного ядра (84%). Как показано в табл. 1, были

Таблица 1. Статистически обобщенные результаты эффектов раздражения двух таламических неспецифических ядер на электрическую активность заднекрестцевидной области коры больших полушарий.

Характеристика эл.м.р.ческой активности	Раздражаемые ядра таламуса	
	срединный центр	ретикулярное ядро
А. Реакция нейронов:		
1. Реактивность, %	40	84
2. Облегчение, %	7	35
3. Усиление, %	43	65
4. Синхронизация, %	31	9
5. Стимулосвязанные вызванные ответы, %	45	38
6. Средние скрытые периоды, мсек	15.7±1.1	15.0±1.3
7. Средние продолжительности, мсек	5.1±0.9	13.4±1.1
8. Среднее количество разрядов/ответ	2.7±0.5	5.4±0.6
Б. Потенциалы поля:		
1. Средние скрытые периоды, мсек	3.0±0.4	7.9±0.4
2. Средние продолжительности первичных отрицательных волн, мсек	15.5±0.7	16.3±1.9
3. Средние амплитуды первичных отрицательных волн, мкВ	220.0±50.5	487.0±47.0

обнаружены также значительные различия в зарегистрированных ответах. В целом, раздражение срединного центра вызывало больше стимулосвязанных ответов (45%), преимущественно облегчающих эффектов (57%), и заметную синхронизацию (30%) нейронной активности. Указанные показатели в отношении стимуляции ретикулярного ядра составляли соответственно 38, 35 и 9%.

Наблюдались также существенные различия в исследованных показателях потенциалов поля. Следует отметить полное соответствие между показателями средних количеств разрядов в ответе (табл. 1, 8), их продолжительностями (табл. 1, 7) и амплитудами первичных отрицательных волн потенциалов поля (табл. 1, Б-3).

б. Стимулосвязанные вызванные ответы. Гистограммы скрытых периодов нейронных реакций (рис. 1) не обнаруживают особых различий в показателях их средней длительности. Однако, если в ответ на стимуляции срединного центра пик сравнительно коротких латенций размещается в диапазоне до 10 мс, то в условиях раздражения ретикулярного ядра он растягивается до 15 мс. Одновременно, как видно из данных табл. 1, одиночные стимуляции ретикулярного ядра отличались меньшей эффективностью и вдвое большей (2 мс) длительностью минимальных скрытых периодов. Наименьшая длительность скрытых периодов в ответ на раздражения срединного центра равнялась 0,9 мс (рис. 1).

На осциллограммах (рис. 2) показаны разные типы ответов на одиночные стимуляции срединного центра Фрагмент 1 демонстрирует фазические ответы с постоянными скрытыми периодами и изменя-

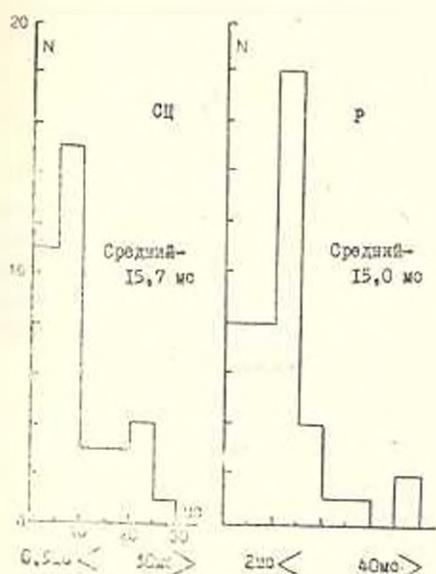


Рис. 1. Гистограмма скрытых периодов ответов нейронов заднекрестной области коры на раздражении срединного центра (СЦ) и ретикулярного ядра (РЯ) таламуса одиночными стимулами.

ющимся количеством разрядов в каждом ответе. На осциллограмме фрагмента 2 показан комплексный вызванный ответ, состоящий из первичного коротколатентного разряда и последующих трех групп разрядов, которые перемежаются периодами угнетения. Указанная последовательность нейронных реакций повторяется также синхронно регистрируемыми отрицательными волнами потенциалов поля. Аналогичная картина наблюдается во фрагменте 6 того же рисунка. В некоторых случаях (фрагмент 3) коротколатентная реакция нейронов (около 1 мс) быстро разрушается при переходе к низкочастотной стимуляции (8 Гц), таким образом указывая на возможную ортодромную природу этих ответов. Низкочастотное раздражение могло вызвать также хорошо выраженную реакцию вовлечения с одновременной нейронной активностью (5) или без нее (4).

Одиночные стимуляции ретикулярного ядра тоже вызывали нейронные реакции с непостоянными (рис. 3. А-1) и постоянными (А-2, Б, В и Г) скрытыми периодами, сопровождающиеся отрицательными волнами потенциалов поля (Б-1 и 2). Передко, и особенно при вхождении кончика микроэлектрода в нижних слоях коры, регистрировались положительные отклонения луча (Г-1 и 2). На этих осциллограммах хорошо видно, что во всех случаях перехода к низкочастотным раздражениям (3 Гц) первичные отклонения луча (а), независимо от знака, дополняются второй волной того же знака (б). Одновременно заметно увеличивается количество разрядов нейронной активности. В отдельных случаях, как, например, на фрагменте В то-

го же рис. 3, при одиночных (1), даже повторных (2) раздражениях полностью отсутствовала видимая нейронная активность. Она появ-

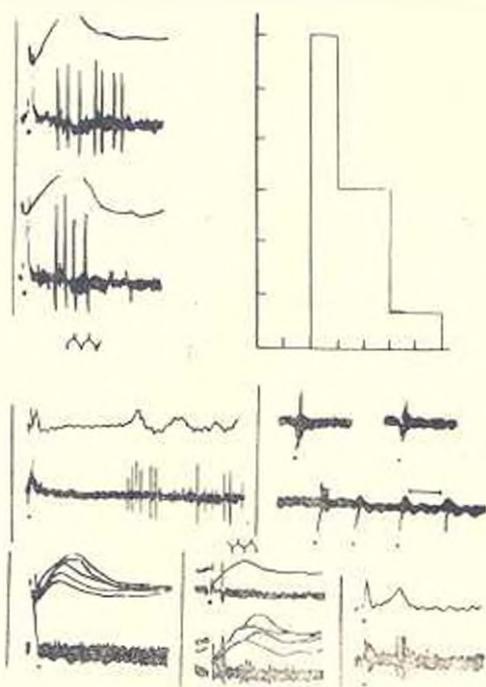


Рис. 2. Осциллографические записи 6 различных типов ответов нейронов коры на одиночные раздражения среднего центра.

лялась только после перехода к низкочастотной стимуляции (3), совпадая во времени с появлением второй отрицательной волны потенциалов поля (б).

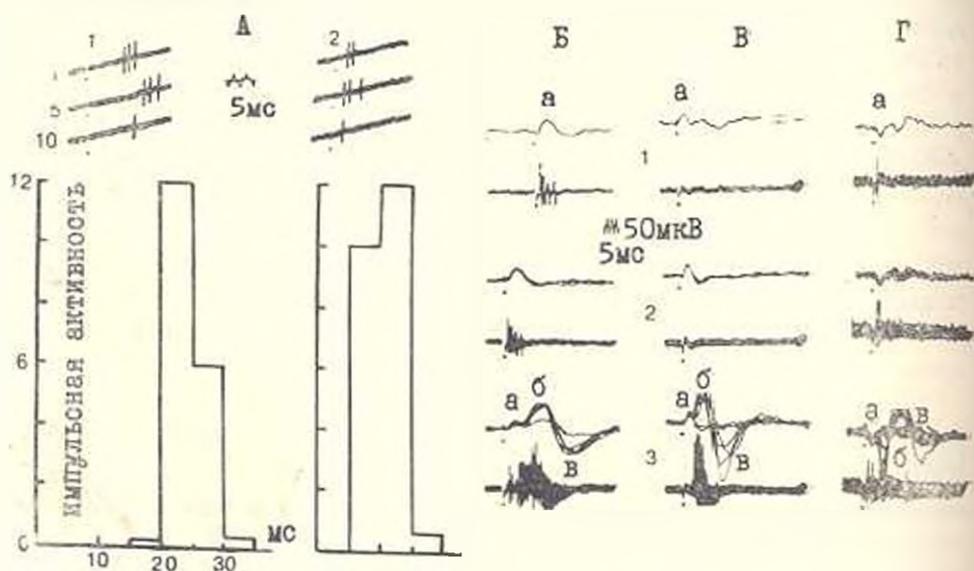


Рис. 3. Осциллографические записи различных типов ответов нейронов коры на одиночные раздражения ретикулярного ядра таламуса: А—нейронные ответы со стабильными (1) и нестабильными (2) скрытыми периодами; внизу—постстимульные гистограммы тех же ответов; Б, В и Г—ответы на одиночные (1), повторные (2) и низкочастотные (3 Гц) раздражения

и. *Эффекты увеличения частоты стимуляции.* Как видно на рис. 3, небольшое увеличение частоты раздражения (3) от 0,5 до 3 Гц вызывает выраженную активность нейронных разрядов, которая отсутствовала в условиях одиночной стимуляции (1 и 2).

Обзор всего экспериментального материала показывает важную роль изменения частоты стимуляции в реконструкции паттернов ответов и регуляции фазирования процессов активации и угнетения. Примеры приведены на осциллограммах рис. 4, где показаны транс-

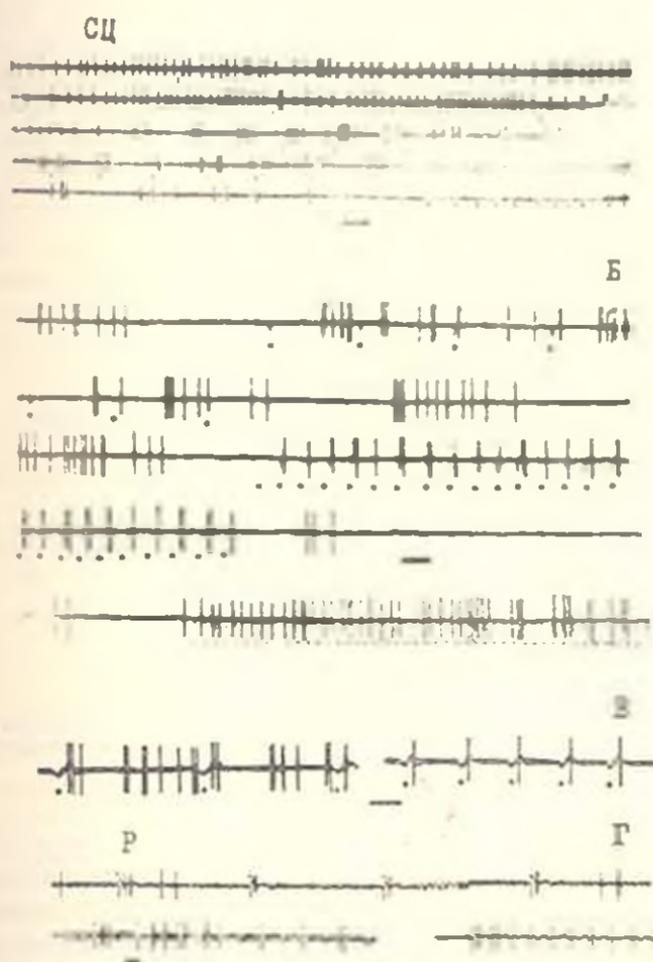


Рис. 4. Эффекты повышения частоты раздражения среднего центра и ретикулярного ядра таламуса на ответы нейронов заднекрестчатной области коры. Калибровка — 100 мсек.

формации ответов четырех нейронов коры. Фоновая, почти ритмичная активность первого нейрона (А) остается почти без изменений и ответ на одиночные стимулы (1). Переход к стимуляции среднего центра частотой 6 Гц (2) приводит к появлению регулярно чередующихся периодов угнетения, фактически синхронизирующих непрерывную фоновую активность. Синхронизирующая роль таких вызванных периодов угнетения более наглядно видна на нейронах Б и В, где синхронные волны четко размежевываются фазами полного угнетения им-

нуальной активности (Б-2 и В-2). Дальнейшее увеличение частоты раздражения (Б-3, 30 Гц) нарушает указываемую синхронность. На последнем фрагменте рис. 4 показан пример полного угнетающего эффекта частотного раздражения ретикулярного ядра (2 и 3).

с. *Нейроанатомические данные.* После введения раствора пероксидазы хрена в заднекрестцевидную область коры окрасившиеся клетки обнаруживались только в срединном центре и имели диффузное распределение. В ретикулярном ядре такие единицы отсутствовали.

д. *Конвергирующие эффекты.* 16% реагирующих нейронов заднекрестцевидной зоны оказывались конвергентными к стимуляциям обоих ядер таламуса (рис. 5). Эти нейроны имели как однотипные (В), так

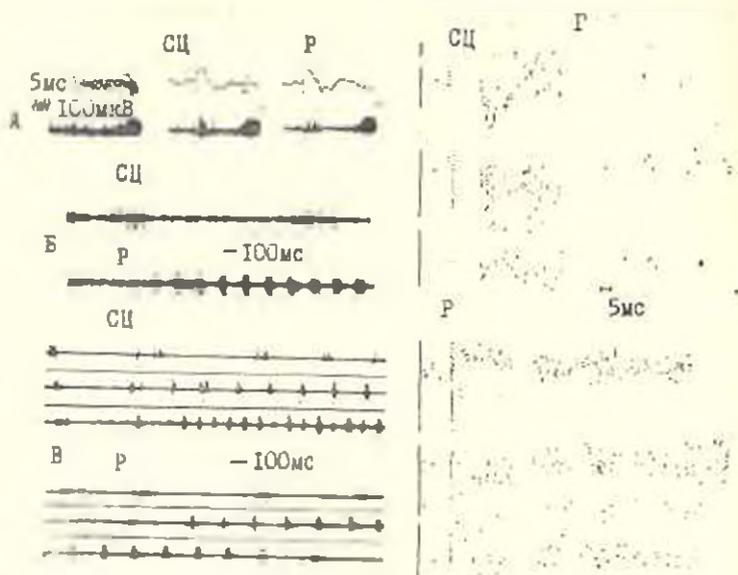


Рис. 5. Примеры конвергенции раздражения двух неспецифических таламических ядер (срединный центр—СЦ и ретикулярное ядро—РЯ) на нейронах коры больших полушарий.

и различные (Б) реакции. Одновременно с повышением частоты стимуляции количество конвергентных единиц увеличивалось. Их было значительно больше в переднекрестцевидной зоне (31%).

В табл. 2 приведены сравнительные данные о реакциях нейронов двух зон соматосенсорной коры на раздражения двух ядер таламуса.

Результаты проведенных электрофизиологических опытов указывают на существование прямых корковых проекций исследованных неспецифических таламических ядер. Количественные аспекты этих проекций нуждаются в дополнительных уточнениях, прежде всего в связи с некоторыми особенностями распределения неспецифических терминалей в корковых слоях, которые были описаны еще Лоренте де Но и в дальнейшем подтверждены другими авторами [11, 13]. Обнаруженная нами высокая реактивность корковых единиц в значительной степени объясняется применением частотных стимуляций, следовательно, из-за недостаточной мембранной деполаризации в условиях односторонних стимулов [9]. Доказано, что нередко кондициониру-

ющее раздражение неспецифических ядер может вызывать блокирующие эффекты, хотя в ответ на изолированное применение тех же одиночных стимулов не обнаруживаются видимые вызванные эффекты. Преобладавшие скрытых периодов порядка 5—15 мс (рис. 1) указывает на существование значительного количества неспецифических таламо-корковых связей полисинаптической природы. С другой стороны, это связано с возможной ролью внутриталамических тормозящих процессов, описанных многими авторами [6, 9].

Остается неясным вопрос о прямых корковых проекциях ретикулярного ядра. Некоторые авторы подтверждают существование довольно обширных таких проекций [2], что совпадает с нашими микроэлектрофизиологическими данными. С другой стороны, отсутствие окрашенных нейронов как в наших, так и в других нейроанатомических опытах [1, 3, 12] не подтверждает результаты электрофизиологических экспериментов.

Наши данные четко указывают на наличие различных уровней синхронизирующих эффектов в ответ на низкочастотную стимуляцию неспецифических ядер в обеих зонах крестцевидной извилины (табл. 2). Эти результаты одновременно дополняют наши знания о механиз-

Таблица 2. Статистически обобщенные результаты раздражения срединного центра (СЦ) и ретикулярного ядра (РЯ) галимуса на активность нейронов заднекрестцевидной и переднекрестцевидной областей коры.

Характеристика ответа в нейронах	В заднекрестцевидной области на раздражения		В переднекрестцевидной области на раздражения	
	СЦ	РЯ	СЦ	РЯ
1. Реактивность, %	80	64	77	38
Озвечение, %	57	15	77	50
Угнание, %	43	65	23	50
Синхронизация, %	30	9	35	14
Количество стимулосвязанных ответо, %	45	38	58	21
6. Средние скрытые периоды, мсек	10.7	15	9.5	10.2
7. Среднее количество разрядов ответ	2.7	5.4	2.4	3.5
8. Средние продолжительности ответов, мсек	5.1	13.4	5.5	2.0
9. Кинематические нейроны, %		16		31

мах этой сложноорганизованной деятельности новыми количественными и качественными данными. В настоящее время трудно определить природу физиологических механизмов наблюдаемых процессов синхронизации нейронной активности. В общих чертах эти различия объясняются изменчивостью динамического баланса между возбуждающими и тормозящими процессами. Недавно в литературе было выдвинуто новое предположение о том, что в средних слоях коры существуют сети нейронов, которым свойственна «внутренняя вспышка». Благодаря уникальным свойствам мембран нейронов этих сетей и возбуждающим взаимодействиям между ними они могут иницировать и координировать синхронные ВНСП и ГНСП в радиусе всей локальной зоны популяции указанных сетей [14]. Поводом для на-

чала такой синхронизации вполне могут служить таламо-корковые импульсы.

Значение изменения частоты поступающей импульсации для функциональной активности таламических структур общепризнано. Несколько лет назад Чангом и др. [8] было показано, что небольшое повышение частоты стимуляции среднего центра (от 0,5 до 2 Гц) приводит к появлению в области крестовидной извилины ВПСП, в то время как редкие стимулы (0,5 Гц) вызывали только ТПСП. Аналогичные трансформации отмечаются также в наших экспериментах (рис. 3 и 4). Они не являются следствием передвижения кончика микроэлектрода, как это указывается в некоторых работах. Появление новых компонентов потенциалов поля (рис. 3: Б-З; В-З и Г-З), по всей вероятности, свидетельствует об активации дополнительных нейронных элементов. Это, кстати, хорошо видно на нейрограммах тех же фрагментов, в особенности, на В-З. Конечно, как было сказано выше, следует отметить также значительную роль в этих процессах усиления мембранной бомбардировки после повторных и частотных стимуляций.

Наличие конвергентных нейронов указывает на существование взаимодействующих процессов между изученными ядрами. Механизмы этих процессов могут иметь как корковый, так и подкорковый генез.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абушхян А. А., Костанян Э. Г., Жирская В. Д. Биолог. журн. Армении, 35, 6, 166—172, 1982.
2. Воложин М. Я. Физиол. журн. (Киев), 26, 4, 165—173, 1980.
3. Костанян Э. Г., Латовская Н. Г., Багдасарян Р. А. Нейрофизиология, 17, 250—254, 1985.
4. Саркисян Д. С., Цаканян К. В., Мецоян Н. А. Нейрофизиология, 22, 1, 549—558, 1990.
5. Серков Ф. Н., Козиков В. Н. Нейрофизиология таламуса, 260. Киев, 1980.
6. Andersen P., S. A. Andersen, T. Lomo. Nature, 211, 5051, 888—889, 1966.
7. Pesquet U., M. Fonden and F. Hery. Neuroscience, 37, 2, 293—300, 1989.
8. Chang H. H. S., K. Chen. IBRO News, 2/3, 7—8, 1982.
9. Pappara D. P. In: Structure and Function of Synapses. New York, Raven Press, 257—302, 1972.
10. Scheibel M. E., A. H. Scheibel. Exp. Neurol., 34, 2, 316—322, 1972.
11. Shosaku A., Y. Kayama J. Sumitomo. Brain Res., 31, 1, 57—63, 1984.
12. Strick P. L., Pand P. J., Morrison A. R. In: Cortico-thalamic projections and sensorimotor activities. New York, Raven Press, 115—124, 1972.
13. White E. L. Brain Res. Review, 1, 3, 275—311, 1979.
14. Yuel Chagnac—Amilai and Barry W. Connors. J. Neurophysiol., 62, 5, 1149—1162, 1985.

Поступило 1 VIII 1990 г.