

М. В. ХАНБАБЯН

ИЗМЕНЕНИЯ ПЕРВИЧНЫХ И ВТОРИЧНЫХ ОТВЕТОВ ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ КОШЕК ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ МОЗЖЕЧКА

Проблема регуляции сенсорных процессов в коре больших полушарий является одной из важнейших в современной нейрофизиологии. В последние годы появилось много работ с изучением влияния ретикулярной формации на сенсорные ответы в коре больших полушарий. Моруцци и Мэгун (Moguzzi a. Magoun [15]) показали, что раздражение ретикулярной формации вызывает угнетение вызванного ответа в сенсорной коре кошки. Угнетение сенсорных ответов при ретикулярной стимуляции наблюдалось и другими [1, 6, 12, 16].

Бремер и Ступель (Bremer a. Stoupel [4]), Дюмон и Делл (Dumont a. Dell [10]) нашли, что раздражение ретикулярной формации может обуславливать не только угнетение ответов коры, но и их облегчение, если потенциалы возбуждались электрическим раздражением зрительных путей. Однако, как было показано Стериадом и Деметреску (Steriade a. Demetrescu [19]), при определенной частоте ритмических световых вспышек (5—20 в сек.) раздражение ретикулярной формации вызывало облегчение ответов коры, в то время как при более низкой частоте вспышек (1—3 в сек.) — ответы угнетались.

Большую роль в регуляции сенсорных процессов играет также мозжечок, который является одним из центральных регуляторов не только соматических, но и афферентных функций организма (Л. А. Орбели [2]). Снайдер и Стоуэлл (Snider a. Stowell [7]) описали мозжечковые поля тактильной, слуховой и зрительной чувствительности. Работами ряда авторов (Henneman, Cooke, Snider [13], Cooke a. Snider [8]) было показано, что мозжечок может оказывать значительное влияние на сенсорные процессы в коре больших полушарий. В связи с этим мы задались целью изучить влияние раздражения различных областей мозжечка на вызванные потенциалы зрительной коры.

Методика. Было поставлено 2 серии экспериментов. В одной из них использовались кошки, наркотизированные внутрибрюшинной инъекцией хлоралозы (55 мг на 1 кг веса). В другой серии опытов применялись бодрствующие, обездвиженные кошки. В последнем случае операция производилась под эфирным наркозом, затем края разреза анестезировались 0,5% новокаином. Животное обездвиживалось внутривенным введением прокурана и опыт проводился под искусственным дыханием. Вскрывалась зрительная область коры мозжечка. Перед регистрацией животное подвергалось темновой адаптации в течение 15—20 мин. Выз-

ванные потенциалы в зрительной коре получали раздражением атропизированных глаз кошек вспышкой от фотостимулятора «Soneclat Alva» с частотой 1 вспышка/сек и отдельными вспышками в каждые 3—5 сек. Биполярными электродами с межэлектродным расстоянием 1,5—2 мм раздражались *folium* и *tuber vermis*, *lob paramedianus* (ипси- и контралатеральные) с напряжением тока в 2—12 вольт, длительностью импульса 0,5 мсек и частотами 10, 15, 30, 150, 300 герц. Для контроля полученного эффекта производилась подрезка коры мозжечка под раздражающим электродом.

Отведение корковых потенциалов осуществлялось серебряными электродами моно- и биполярно. Регистрация производилась на восьмиканальном энцефалографе фирмы «Альвар», а также на однолучевом катодном осциллографе.

Результаты. При исследовании влияния мозжечка на зрительные ответы у хлоралозных кошек обнаружено, что раздражение мозжечка вызывает несколько видов изменений, в зависимости от области и частоты раздражения.

Раздражение мозжечка в области заднего червя (VII, А по Ларселлу) и *lob paramedianus* низкими частотами (10, 15, 20 гц) приводило к увеличению амплитуды потенциалов зрительной коры (рис. 1). В некоторых случаях раздражение тех же областей мозжечка не вызывало изменений зрительных потенциалов или же давало постстимуляторное облегчение этих ответов.

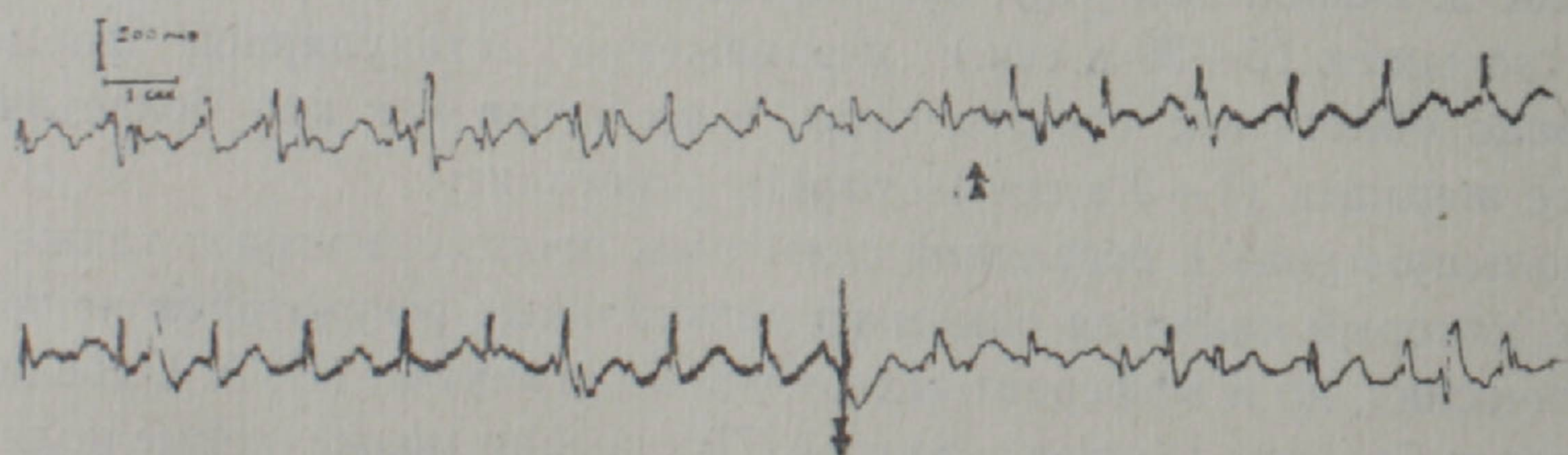


Рис. 1. Усиление вызванных ответов зрительной коры у хлоралозных кошек от раздражения мозжечка (5 в., 0,5 мсек, 30 гц). Стрелками указан момент включения и выключения раздражения. Нижняя кривая является продолжением верхней.

Когда мозжечок (области VI, VII, А и VII, Б по Ларселлу) раздражался высокими частотами электрического тока (30, 150, 300 гц), мы нередко наблюдали сильное и длительное подавление вызванного потенциала зрительной коры, вплоть до его полного исчезновения (рис. 2). Этот эффект наступал сразу или спустя 30—60 сек. после выключения раздражения. На третьей минуте потенциал был почти полностью подавлен и только на 6—8-й мин. потенциал достигал исходного уровня, после чего нередко наблюдалось дальнейшее его возрастание.

Подавление потенциалов зрительной коры могло продолжаться и в течение 1,5—2-х мин. Повторное раздражение мозжечка сразу же после восстановления зрительного потенциала не вызывало такого эффек-

та. Только тогда, когда наркоз был очень легким, наблюдалась десинхронизация с подавлением первичных ответов.

Интересны также изменения вторичных ответов коры (*gyr. lateralis med.*) у хлоралозных кошек при раздражении мозжечка. На рис. 3, А показано облегчение первичных и вторичных ответов коры больших полушарий, которое наблюдалось при раздражении *tuber vermis*. Подавление

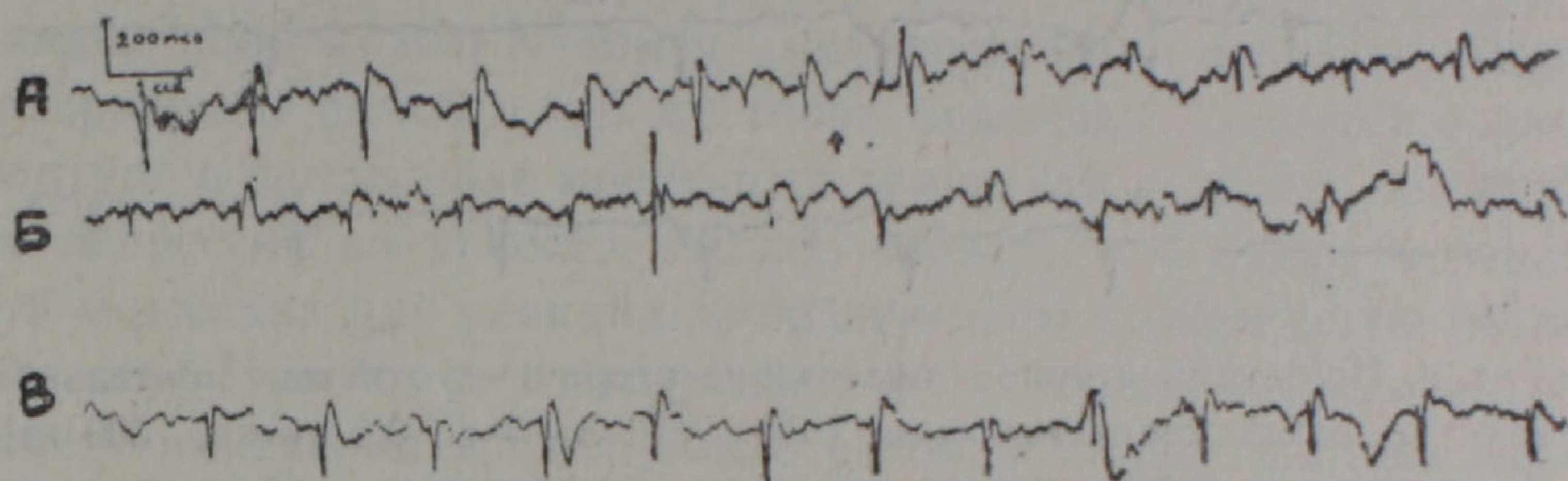


Рис. 2. Эффект длительного подавления вызванных ответов зрительной коры от раздражения области VII, А мозжечка (10 в., 300 гц, 0,5 мсек). А—зрительные ответы до и в начале раздражения, Б—глубокое подавление зрительных ответов, продолжающееся после выключения раздражения, В—восстановление зрительных ответов.

ние вторичных ответов часто наблюдалось при раздражении ипсилатеральной *lob. paramedianus* (рис. 3). Интересно также постстимуляторное увеличение вторичных ответов, которое обычно наступало через 10—15 сек. после выключения раздражения и длилось в течение 1—2 мин. (рис. 4). Во время вышеописанного длительного подавления потенциалов зрительной коры, вторичные ответы угнетались раньше первичных и восстанавливались позже последних.

В опытах на ненаркотизированных, обездвиженных животных раздражение мозжечка могло вызывать уменьшение амплитуды зрительных ответов коры во время реакции пробуждения. Выраженность этой реакции зависела от исходного фона активности, а также от раздражаемой области мозжечка.

Чаще всего выраженный эффект подавления вызванных ответов давало высокочастотное раздражение мозжечка (30, 150, 300 гц), особенно ипсилатеральной *lob. paramedianus*. Наряду с этим, в медиальных областях *gyr. lateralis* мы наблюдали усиление зрительных потенциалов при раздражении тех же зон мозжечка, особенно, когда применялись отдельные вспышки (рис. 5).

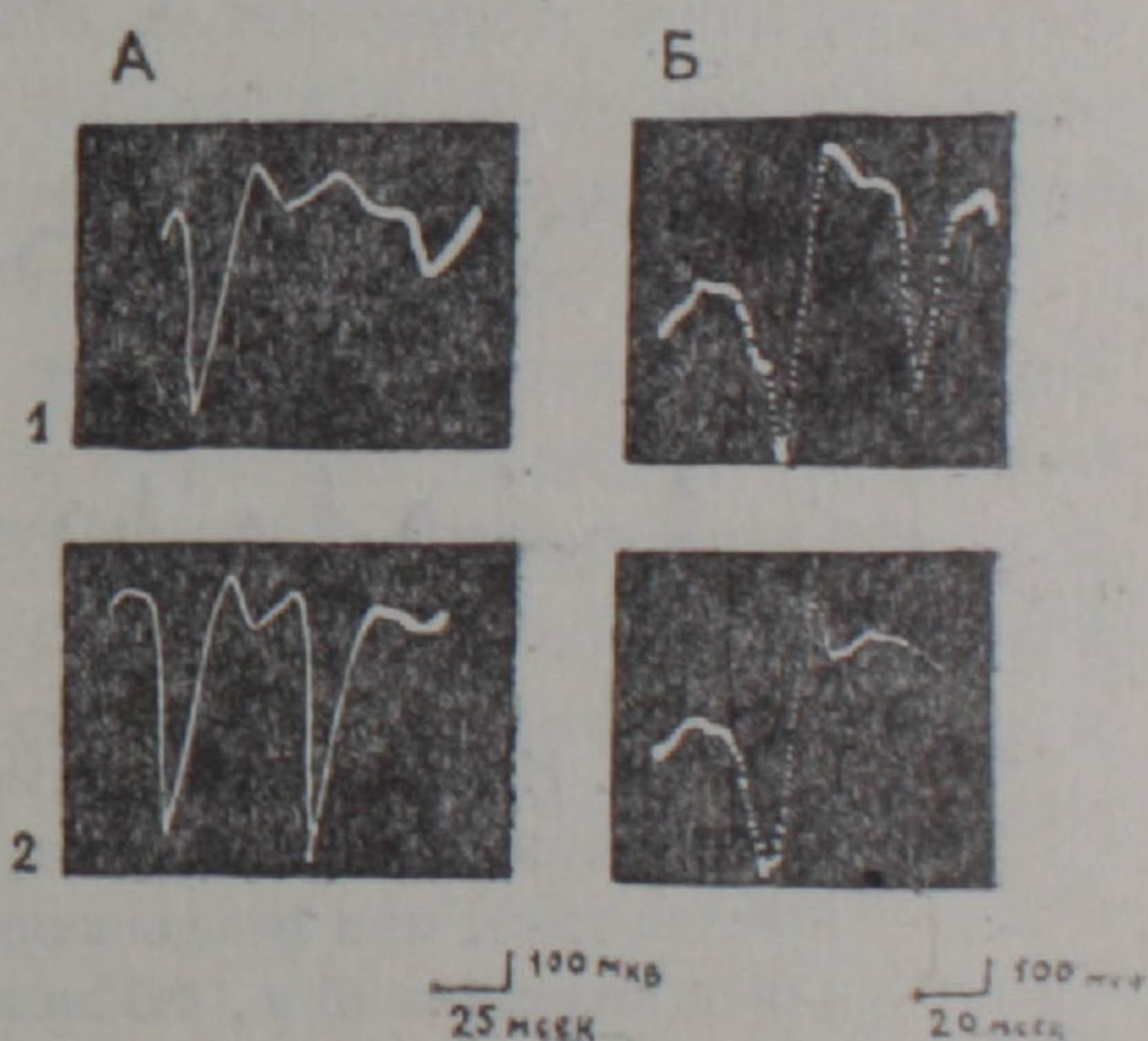


Рис. 3. Изменение вторичных ответов в *gyrus lateralis med.* А—облегчение вторичных ответов при раздражении червя мозжечка (5 в., 0,5 мсек, 30 гц), Б—угнетение вторичных ответов при раздражении *lob. paramedianus* (3 в., 0,5 мсек, 300 гц)

Обсуждение. Как видно из сравнения результатов двух серий экспериментов, имеется довольно существенное различие между ними. В первом случае, когда мы имеем наркотизированных хлоралозой животных, эффекты довольно разнообразны. Известную роль играет, видимо, глубина наркоза.

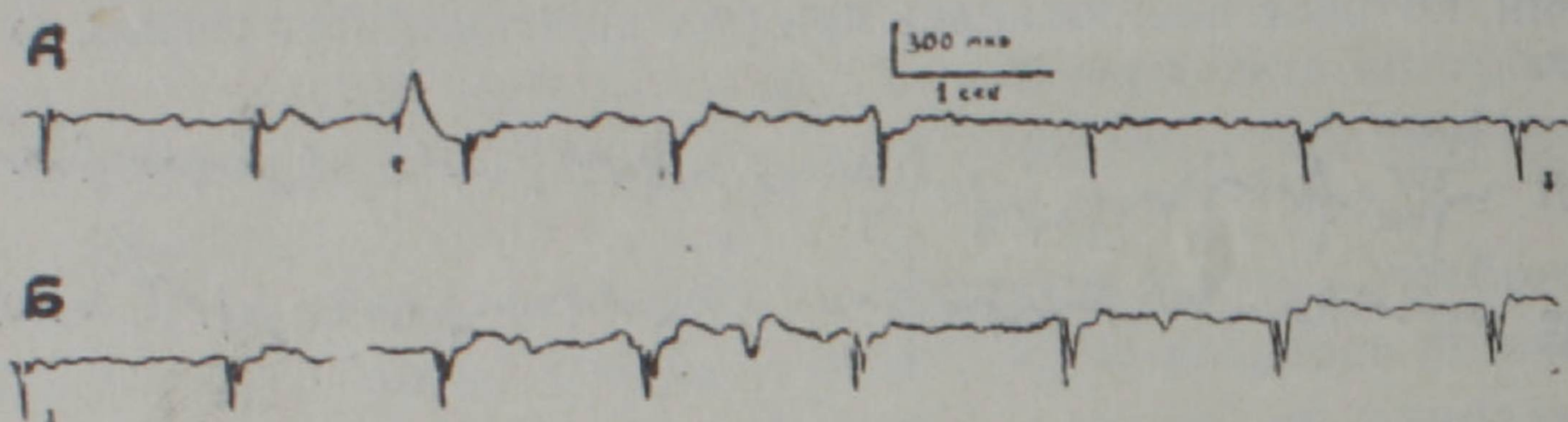


Рис. 4. Постстимуляторное облегчение вторичных ответов зрительной коры от раздражения мозжечка (обл. VII, А—5 в., 0,5 мсек, 300 гц). А—вызванные ответы зрительной коры хлоралозных кошек до и во время раздражения, Б—усиление вторичных зрительных ответов через 10—15 сек. после выключения раздражения.

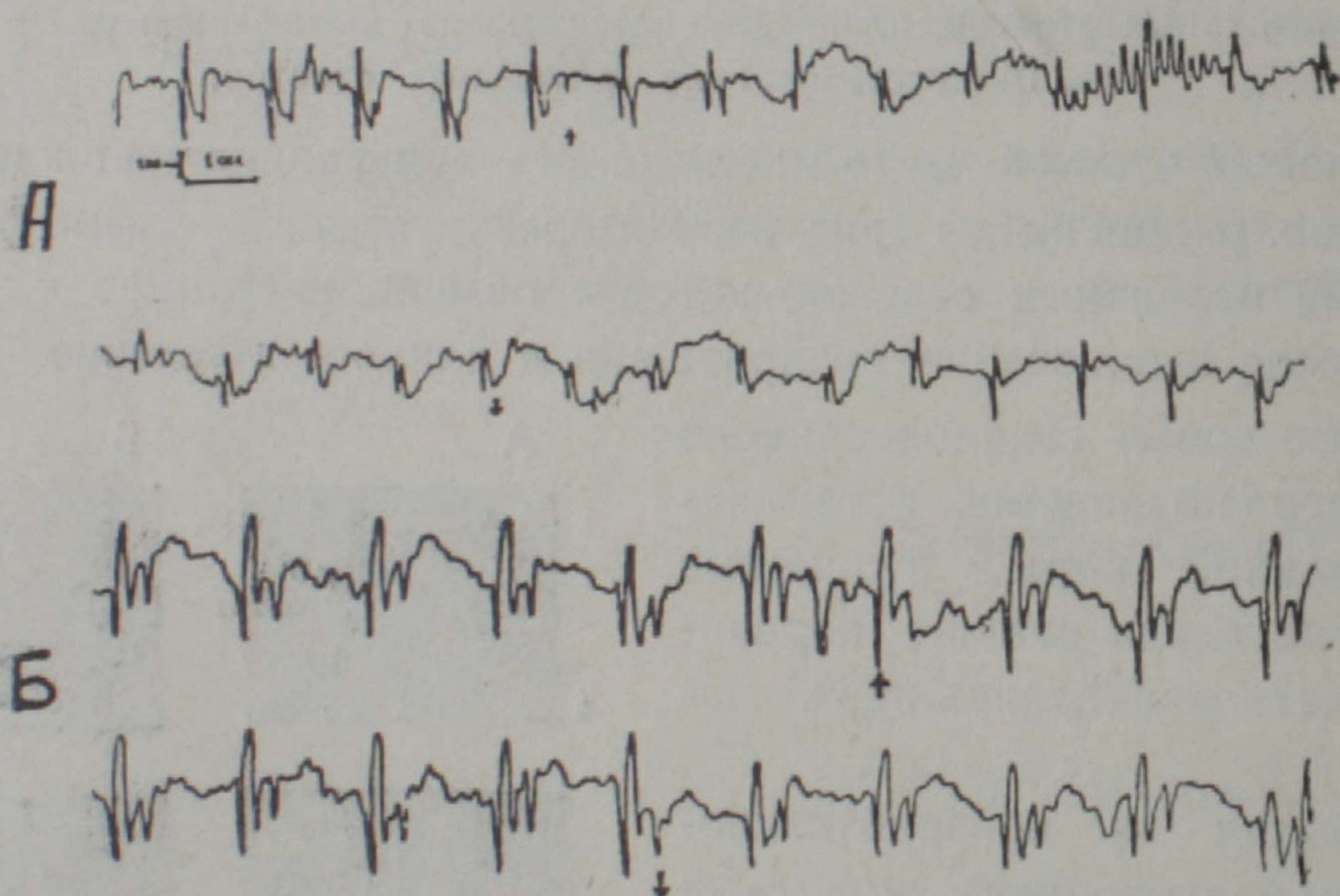


Рис. 5. Изменение зрительных ответов коры у неанестезированных обездвиженных кошек. А—подавление зрительных ответов коры при раздражении ипсилатеральной *lob. paramedialis* мозжечка (5 в., 0,5 мсек, 300 гц), Б—облегчение ответов зрительной коры при раздражении области VII, А мозжечка (5 в., 0,5 мсек, 150 гц).

Известно, что Морucci и Мэгун [15] нашли ретикулярное подавление вызванных потенциалов коры под очень легкой хлоралозной анестезией. Мы же работали, в основном, при средних ее дозах.

Особенно интересно отметить, что получаемые у хлоралозных кошек эффекты длительного подавления зрительного потенциала коры при раздражении мозжечка никогда не наблюдались у бодрствующих обездвиженных животных. Нужно полагать, что в выявлении этого эффекта немалую роль играет повышенная возбудимость корковых нейронов у хлоралозных животных, а также состояние ретикулярных нейронов, че-

рез которые, в основном, осуществляется влияние мозжечка на кору больших полушарий. Вероятно, здесь имеет место очень глубокая деполаризация клеток коры, вследствие чего нарушается их способность реагировать импульсами на внешние раздражения, как и при распространяющейся депрессии Леао (Leão [14]).

Как было показано работами Геннемана, Кука, Снайдера [13], Кука и Снайдера [8], локализованные поля мозжечка могут влиять на локализованные поля мозга. Куком и Снайдером было показано, например, что раздражение одной и той же точки мозжечка вызывает нарастание в амплитуде в одном поле мозга, в то время как в других полях наблюдалась депрессия активности. Можно сказать, что имеются различные области мозжечка для реакции электрического пробуждения различных точек мозга. Видимо, от этого в известной степени и зависит та полиморфность изменений зрительных ответов, которую мы наблюдаем во время раздражения различных областей мозжечка.

Наши эксперименты показывают, что не все поля мозжечка могут влиять одинаково на вызванные потенциалы зрительной коры. Кроме того, не все точки зрительной коры одинаково подвержены влиянию мозжечка и ретикулярной формации. Как было показано сначала нами (М. В. Ханбабян [3]), затем Стеридом и Деметреску [18, 19], в различных областях зрительной и слуховой областей коры при раздражении ретикулярной формации можно наблюдать одновременно как облегчение, так и торможение вызванных потенциалов.

При раздражении областей мозжечка, вызывающих реакцию десинхронизации данной области мозга, мы наблюдаем подавление вызванных ответов коры, что было показано многими исследователями [15] при высокочастотном раздражении ретикулярной формации.

Что касается изменений вторичных зрительных ответов при раздражении мозжечка, то более детальное их изучение является предметом дальнейшего нашего исследования. Здесь же мы только заметим, что, как показано Кригелем, Крейндлером и Нештяну (Crigel, Kreindler a. Nestjanu [9]), ретикулярное раздражение приводит как к увеличению, так и к угнетению вторичных ответов в сенсомоторной коре кошки, что наблюдается и у нас при раздражении мозжечка. Однако нужно отметить, что механизм действия в этих случаях может быть разный, поскольку существует мнение [7], что природа вторичных ответов зрительной коры отличается от вторичных ответов Форбса (Forbes [11]).

Эффекты, наблюдаемые нами при раздражении мозжечка, зависели, видимо, как от церебелло-ретикуло-кортикальных взаимоотношений, а также в большой степени от исходного функционального состояния самих корковых нейронов. Выяснение путей влияния является предметом дальнейших наших исследований.

Резюмируя обсуждаемые результаты, мы отмечаем, что мозжечок может вызвать как облегчение, так и угнетение зрительных ответов коры больших полушарий, чем и осуществляет свою роль в регуляции афферентных функций организма.

В ы в о д ы

1. Раздражение области VII, А мозжечка высокими частотами вызывает длительное и выраженное подавление зрительных потенциалов коры больших полушарий кошек, наркотизированных хлоралозой.

2. При раздражении lob. paramedianus мозжечка часто наблюдается усиление ответов зрительной коры.

3. Мозжечок также вызывает как усиление (область VII, А), так и подавление (lob. paramedianus) вторичных зрительных ответов.

4. Зрительные потенциалы коры у бодрствующих обездвигенных кошек в большинстве случаев подавлялись.

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

Поступило 10. I 1963 г.

Մ. Վ. ԽԱՆԲԱԲՅԱՆ

ԿԵՂԵՎԻ ԱՌԱՋՆԱՅԻՆ ԵՎ ԵՐԿՐՈՐԴԱՅԻՆ ՏԵՍՈՂԱԿԱՆ ՊԱՏԱՍԽԱՆՆԵՐԻ
ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ԿԱՏՈՒՆԵՐԻ ՄՈՏ ՈՒՂԵՂԻԿԻ
ԳՐԳՈՄԱՆ ԺԱՄԱՆԱԿ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

1. Ա. Օրբելու տեսության համաձայն ուղեղիկը հանդիսանում է ոչ միայն ռեցեպտոր, այլև աֆֆերենտ ու վեգետատիվ ֆունկցիաների ռեգուլյատոր:

Ուղեղիկի ազդեցությունը աֆֆերենտ ֆունկցիաների վրա ուսումնասիրելու նպատակով, մենք հետազոտեցինք ուղեղիկի էլեկտրական գրգռման ազդեցությունը ուղեղի տեսողական կենտրոնի բիոպոտենցիալների վրա:

Փորձերը դրվել են առույգ, անշարժացված, ինչպես նաև քլորալոզային նարկոզի ազդեցության տակ գտնվող կատուների վրա:

Մեր կողմից կատարված հետազոտությունները ցույց են տվել, որ ուղեղիկի գրգռումը կարող է առաջացնել ուղեղի տեսողական շրջանի հրահրված բիոպոտենցիալների հետևյալ փոփոխությունները:

1. Քլորալոզային նարկոզի տակ գտնվող կենդանիների մոտ ուղեղիկի VII A մասի բարձր հաճախականությամբ գրգռումը առաջացնում է ուղեղի կեղևի տեսողական շրջանի բիոպոտենցիալների երկարատև և արտահայտված ճնշում:

2. Ուղեղիկի lob paramedianus մասը գրգռելիս հաճախ կարելի է դիտել բիոպոտենցիալների ամպլիտուդայի մեծացում:

3. Ուղեղիկի գրգռումը կարող է առաջացնել երկրորդական տեսողական բիոպոտենցիալների ամպլիտուդայի ինչպես մեծացում, այնպես էլ փոքրացում, երբ գրգռվում է ուղեղիկի lob paramedianus մասը:

4. Առույգ, անշարժացված կենդանիների մոտ ուղեղիկի գրգռման ժամանակ կեղևի տեսողական բիոպոտենցիալները մեծ մասամբ ճնշվում են:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Моннава Э., Каджая Д., Нарикашвили С., Журнал в. н. д., 1961. в. 5, 868.
2. Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. 1938.
3. Ханбабян М. В. Первая всесоюзная конференция по вопросам физиологии вегетативной нервной системы и мозжечка. Тезисы докл. 1961.
4. Bremer F. a. Stoupe! N. Aeta Neurol. psichiat., 1958, 58, 401.
5. Bremer F. a. Stoupe!, Journ. de Physiologie, 1959, 51, 3.
6. Buser P., J. Physiol, Paris, 1957, 49, 589.
7. Brazier M. Reticular Formaltation of the Brain. 1958, 151, Boston.
8. Cooke a. Snider R., EEG and Clin. Neurophysiologie, 1953, 5, 563.
- 9 Crigel, Kreindler a. Nestianu., Experim. Neurology, 1961, 3, 5.
10. Dumont S. and Dell P., Journal Physiol., Paris, 1958, 50, 261.
11. Forbes A., Morison B., J. Neurophysiology, 1939, 2, 112.
12. Gautier H., Parma M., Zanchetti A., EEG and Clin. Neurophys. Neurophysiology 1956, 8, 237.
13. Henneman, Cooke and Snider, Research Nerv. Ment. Dis. 1952, 30, 317—335.
14. Leao A., J., Neurophysiol., 1944, 7, 359.
15. Moruzzi G. and Magoun H., EEG and clin. Neurophysiol., 1949, 1, 455—473.
16. Purpura D., Science, 1956, 123, 804.
17. Snider R., and Stowell A., J. Neurophysiol., 1944, 7, 331.
18. Steriade M. and Demetrescu M., EEG and Clin. Neurophysiol., 1962, 1, 21.
19. Steriade M. and Demetrescu M., J. Neurophysiol., 1960, 6, 603.