

ЕЛЕКТРИЧНІ РЕАКЦІЇ КОРИ МОЗОЧКА ПРИ ПОДРАЗНЕННІ ВЕНТРОЛАТЕРАЛЬНОГО ЯДРА ТАЛАМУСА

Л. О. Соловйова

Кафедра нормальної фізіології Вінницького медичного інституту

Як відомо, кора мозочка має аферентні зв'язки з різними рецепторними полями [8, 12, 13, 23, 34]. Для оцінки функціональної ролі цього явища в механізмах інтегративної діяльності мозочка важливо з'ясувати взаємовідношення кори мозочка з ядрами таламуса як реле доцентрових імпульсів різних модальностей.

Дослідження, присвячені вивченню взаємовідношень мозочка з таламусом [1, 37], переважно стосуються електрофізіологічного аналізу еферентних зв'язків, здебільшого мають підлегле значення і спрямовані на з'ясування шляхів передачі імпульсів від мозочка до кори великих півкуль [1, 5, 6, 11, 15, 16, 18, 26, 27]. Особливе значення в цьому надається вентролатеральному ядру (ВЛЯ) таламуса [20, 21, 24, 30], яке належить до групи специфічних переключаючих ядер [10, 31]. Воно має провідне значення в регуляції моторних функцій [30, 33] і зв'язане як з моторною корою [33], так із мозочком [1, 37]. В нечисленних працях питанню про аферентні зв'язки ВЛЯ мозочка не приділяється спеціальної уваги. Констатується лише факт виникнення сумарних електричних реакцій у корі мозочка при його подразненні [38]. Відома також причетність ВЛЯ до дискінезій, зумовлених руйнуванням ядер мозочка. Нарешті, одержано дані про зміни нейронної активності ядер мозочка при подразненні ВЛЯ [3, 28].

Отже, аналіз викликаної активності кори мозочка при подразненні вентролатерального ядра таламуса становить спеціальний інтерес.

Методика досліджень

Експерименти провадились на кішках, наркотизованих хлоралозо-нембуталовою сумішшю (15 мг/кг хлоралози і 30 мг/кг нембуталу інтраперитонеально). Занурення подразного електрода здійснювалось за допомогою стереотаксичного апарата типу МВ 4101 за координатами атласа Снайдера та ін. [35]. При визначенні полів кори мозочка керувались класифікацією анатомічних підрозділів мозочка за Ларселлом [29] у модифікації Дау [22].

Для подразнення використовувались біполярні сталеві електроди фірми «Діза». Електрична стимуляція забезпечувалась електростимулятором ЕСЛ-1 прямокутними імпульсами тривалістю 0,3—0,5 мсек і напругою від 5 до 15 в. Реєстрацію викликаних потенціалів (ВП) проводили монополярно; як активний електрод використовували бавовняну нитку, змочену в розчині Рінгера. Індиферентний електрод закріплювався на м'язах шиї або голови. Відповіді реєструвались з екрана катодного осцилографа СІ-16 з підсилювачем біопотенціалів УБПІ-02 на вході за допомогою фотореєстратора ФОР. Після закінчення досліду маркіровка локалізації кінчика подразного електрода проводилась пропусканням постійного струму наростаючої сили — від 0,5 до 10 ма протягом 30 сек. Локалізацію місця подразнення визначали на гістологічних зрізах товщиною до 90 мк.

Результати досліджень

Подразнення вентролатерального ядра таламуса приводило до виникнення викликаних потенціалів у різних ділянках кори мозочка: вершина (V), проста долька (VI), лист, бугор черв'яка (VII A, VII B), верхня частина пірамідки (VIII A), парамедіанні дольки (HVIIB), ніжки I і II (HVIIA).

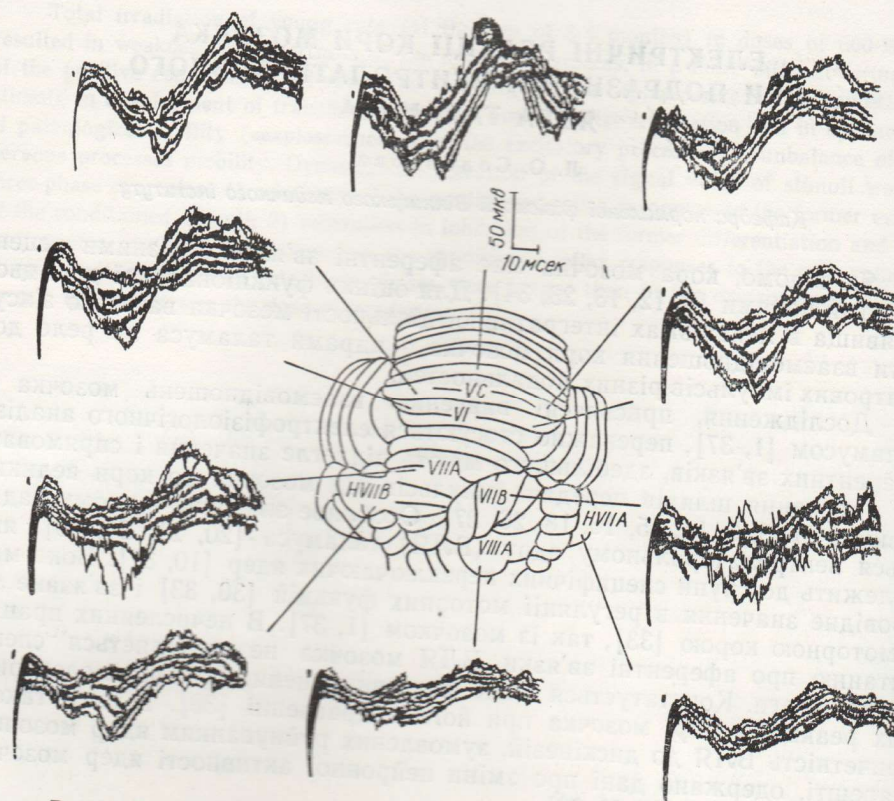


Рис. 1. Поширеність ВП в корі мозочка при подразненні ВЛЯ таламуса. Хлоралозо-нембуталовий наркоз. Над кожною точкою суперпозиція 10 ВП.

ВП складалися з двох—шести компонентів, але найбільш постійними були лише два початкових компоненти. Перший з них, електропозитивний, часто розщеплений зубцем протилежного знаку, характеризувався амплітудою 20—60 мкВ, тривалістю 25—55 мсек. Його супроводжував компонент електронегативного знаку амплітудою 20—70 мкВ, тривалістю 30—70 мсек. Істотних відмінностей в амплітуді першого, найбільш постійного компоненту, над різними точками кори мозочка не виявлено (рис. 1).

Латентний період (ЛП) ВП становив 3—12 мсек. У різних ділянках кори мозочка тривалість ЛП була така: лист черв'яка — $8,21 \pm 0,46$; ніжка I — $6,67 \pm 0,56$; ніжка II — $7,46 \pm 0,73$; вершина — $7,65 \pm 0,39$; проста долька — $7,88 \pm 0,63$; парамедіанна долька — $7,79 \pm 0,56$; бугор черв'яка — $8,4 \pm 0,4$; пірамідка — $8,78 \pm 0,44$ мсек.

Привертає увагу постійність (у межах одного досліду і від досліду до досліду) тривалості «пікового» часу — частини ВП, що включає ЛП та висхідну частину першого компонента; він становив 20 мсек. Це може

свідчити про постійність зв'язків, які зумовлюють ВП кори мозочка. Разом з тим достовірно відрізняється тривалість ЛП ВП іпсі- і контралатеральних точок вершини і парамедіанних дольок. ЛП ВП, що виникали контралатерально відносно до подразнюваного ядра, були коротшими. Виходячи з цього, слід гадати, що основні зв'язки, які прямують від ВЛЯ, перехрещуються на шляху до кори мозочка. Виникнення ж ВП іпсілатерально вимагає додаткового синаптичного переключення.

ВП в корі мозочка при подразненні ВЛЯ таламуса характеризується відносно низькими порогоми (5—8 в). Меншими ці величини виявилися в корі вершини, простої і контралатеральної парамедіанної дольок. При порогових подразненнях ВП виникали з ЛП 10—20 мсек і характеризувались початковим низькоамплітудним позитивним компонентом (до 10 мкв). Посилення подразнення призводило, з одного боку, до підвищення амплітуди компонентів, з іншого — до появи додаткових компонентів (рис. 2, Б). ЛП відповідей при цьому скорочувався до 5—10 мсек. При подразненнях, у півтора — два рази вищих за порогові, латентні періоди ВП були найкоротшими, а амплітуда — максимальною.

Форма ВП зазнавала значних змін залежно від глибини наркозу. З ослабленням наркозу перший позитивний компонент ВП розщеплювався аж до повного роздвоєння, і тоді ВП складався з двох позитивних компонентів і наступного негативного. Між першим і другим позитивними компонентами спостерігалась ізолінія тривалістю до 10 мсек; при дальшому ослабленні наркозу на цьому місці виникав самостійний негативний компонент. В такому випадку ВП ставав чотириконтентним (+—+—). Особливістю таких ВП, крім форми, був короткий ЛП (від $5,55 \pm 0,48$ до $6,3 \pm 0,34$ мсек) початкового, майже завжди низьковольтного ($8,8 \pm 1,3$ мкв) компонента. Напевне, залежно від рівня наркозу впливи від ВЛЯ до кори мозочка здійснюються різними зв'язками (рис. 2, А).

«Ускладнення» ВП кожного разу починалось у корі вершини, простої і парамедіанної дольки контралатерально відносно подразнюваного ядра, тобто в ділянках, які за рядом ознак можна віднести до фокуса максимальної активності (ФМА).

При ритмічному подразненні ВЛЯ виявлено досить високу здатність кори мозочка до генерування повторних ВП, причому неоднакову в різних ділянках. Відтворення ВП в корі вершини, простої і парамедіанної дольок досягало 10—20 на сек, а в інших точках — до 10 на сек.

Оптимальною була частота відтворення 1—5 на сек (рис. 3, А, Б). Максимальна частота ВП залежала від функціонального стану тварини,

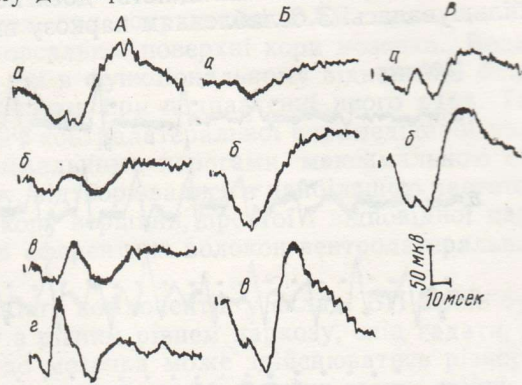


Рис. 2. ВП кори мозочка (*l. simplex*) залежно від глибини наркозу (А), сили подразнення (Б), а також впливу попереднього ритмічного подразнення (В).

А: а — глибокий наркоз; б, в, г — зміна форми ВП при поступовому ослабленні наркозу. Б: а — сила подразнення ВЛЯ — 8 в; б — 12 в; в — 15 в. В: а — ВП на ізольоване поодинокі подразнення ВЛЯ; б — ВП на поодинокі подразнення тієї ж сили після дії ритмічного подразника.

головним чином від рівня наркозу. Від цього, певно, залежав і характер ритмічних реакцій кори мозочка, які можна поділити на два типи. При досить глибокому наркозі за ходом ритмічного подразнення спостерігалось підвищення ВП при постійності їх форми (рис. 3, А, Б); оптимальна частота для таких реакцій становила 1—5 на сек. При збільшенні частоти подразнень швидкість досягнення максимальної амплітуди збільшувалась. З ослабленням наркозу виникав другий тип реакції: амплітуда ВП періодично змінювалась, за рахунок чого утворювались веретена з 5—25 ВП (рис. 3, Д, Е). По ходу ритмічного відтворення змінювалась форма ВП: перший компонент розщеплювався аж до утворення двох і появи між ними негативного, за рахунок зростання якого і відбувалось, головним чином, збільшення амплітуди ВП. Оптимальна частота відтворення ВП такого типу становила 3—7 на сек. Зі збільшенням частоти подразнень зменшувалась тривалість веретен і збільшувався інтервал між ними. При подразненні 7 на сек і частіше першим у складі ВП зникав електронегативний компонент й форма їх ставала такою ж, як при глибокому наркозі. Раніш за все реакції другого типу виникали в ФМА; в інших місцях це відзначалось на 30—40 хв пізніше і гірше за все було виражене в бугрі черв'яка та пірамідці. На протязі досліду, в зв'язку з ослабленням наркозу і наступним поглибленням його, завдяки додатковим введенням наркотичної суміші один із типів ритмічних реакцій міг багаторазово переходити в інший. Це дає змогу розцінювати обидва типи реакцій як відбиття оборотного стану відповідздатності кори мозочка до впливів від вентролатерального ядра таламуса.

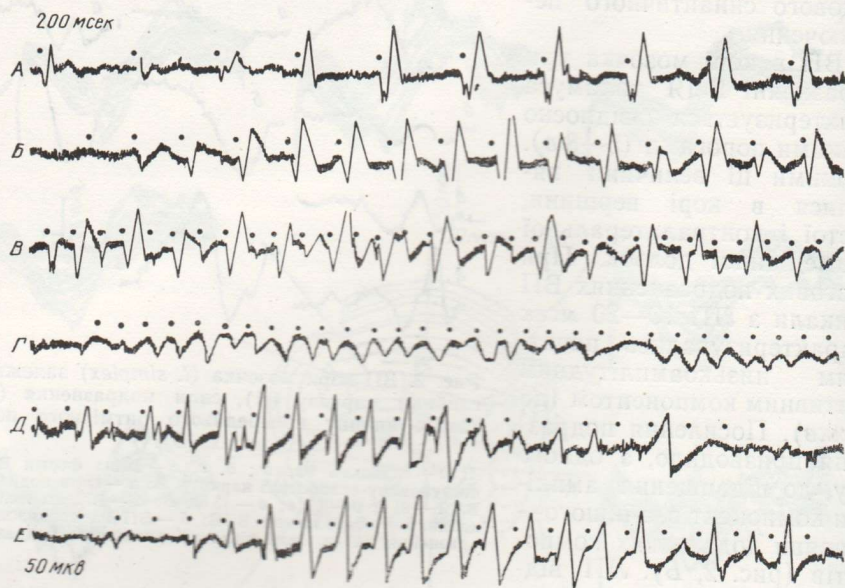


Рис. 3. ВП кори *I. simplex* залежно від частоти подразнення і глибини наркозу. А — частота подразнення 3 на сек. Глибокий наркоз; Б — 5 на сек; В — 10 на сек; Г — 20 на сек; Д — частота подразнення 7 на сек. Легкий наркоз. Е — продовження Д.

літуда ВП періодично змінювалась, за рахунок чого утворювались веретена з 5—25 ВП (рис. 3, Д, Е). По ходу ритмічного відтворення змінювалась форма ВП: перший компонент розщеплювався аж до утворення двох і появи між ними негативного, за рахунок зростання якого і відбувалось, головним чином, збільшення амплітуди ВП. Оптимальна частота відтворення ВП такого типу становила 3—7 на сек. Зі збільшенням частоти подразнень зменшувалась тривалість веретен і збільшувався інтервал між ними. При подразненні 7 на сек і частіше першим у складі ВП зникав електронегативний компонент й форма їх ставала такою ж, як при глибокому наркозі. Раніш за все реакції другого типу виникали в ФМА; в інших місцях це відзначалось на 30—40 хв пізніше і гірше за все було виражене в бугрі черв'яка та пірамідці. На протязі досліду, в зв'язку з ослабленням наркозу і наступним поглибленням його, завдяки додатковим введенням наркотичної суміші один із типів ритмічних реакцій міг багаторазово переходити в інший. Це дає змогу розцінювати обидва типи реакцій як відбиття оборотного стану відповідздатності кори мозочка до впливів від вентролатерального ядра таламуса.

Слід відзначити ще одну особливість, виявлену під час ритмічного подразнення. Після тривалого (5—15 сек) подразнення ВЛЯ стимулами частотою 10 на сек ВП на наступні поодинокі подразнення виникали з

амплітудою в півтора—два рази більшою, ніж на таке подразнення до ритмічної стимуляції (рис. 2, В). Цей факт можна віднести до феномена посттетанічної потенціації [9].

Обговорення результатів досліджень

Як видно з наведених даних, при подразненні ВЛЯ таламуса ВП виникають в будь-якій точці дорсальної поверхні кори мозочка. Водночас у корі мозочка є ділянки, які в функціональному відношенні більш чутливі до імпульсів, що виникають при подразненні цього ядра. Так, у корі вершини, простої дольки і контралатеральної парамедіанної дольки ВП характеризувались мінімальними порогами, максимальною стабільністю, стійкістю до наркозу, відтворювались з найбільшою частотою. Все це дає змогу розглядати кору вершини, простої і відповідної парамедіанної дольок як ФМА для аферентних волокон вентролатерального ядра таламуса.

Беручи до уваги, що кількість компонентів у складі ВП може бути різною, в основному в зв'язку з різним рівнем наркозу, слід гадати, що передача імпульсів від ВЛЯ до мозочка може здійснюватись різнорідними зв'язками. Частина з них є досить стабільними: вони стійкі до наркозу, забезпечують виникнення ВП з порівняно коротким ЛП (3—12 мсек) і відтворення частих ВП. Напевне, ці зв'язки мають малу кількість синаптичних переключень. Активація другого виду зв'язків мала місце при поверховому наркозі і проявлялась у виникненні додаткових компонентів в складі ВП. ЛП цих компонентів довший (20—30 мсек), вони виснажуються при подразненні частотою понад 7 на сек. Все це свідчить про їх полісинаптичний характер і можливе відношення до ретикуло-таламічної системи. Ми не з'ясували ходу зв'язків ВЛЯ з корою мозочка. Однак та обставина, що ЛП ВП в корі мозочка був ймовірно коротшим контралатерально, свідчить про переважне перехрещення зв'язків на шляху від ВЛЯ до кори мозочка. Виникнення ж ВП іпсилатерально вимагає додаткового синаптичного переключення.

Здатність кори мозочка відповідати на ритмічні стимули при подразненні ВЛЯ досить висока — відтворення ВП досягало 10—20 на сек.

Як відомо, при ритмічних периферичних подразненнях максимальний ритм відтворення в корі мозочка не перевищує 10 на сек [4, 7, 12, 32]. Тому одержані нами дані можуть свідчити про особливу пристосованість мозочка до сприймання ритмічних впливів від таламуса, як центра інтегративної діяльності [2, 24].

Залежно від рівня наркозу виявлено два типи ритмічних відповідей при подразненнях ВЛЯ. Для першого типу характерне поступове підвищення амплітуди повторних ВП. Це явище можна віднести до реакції наростання, описаної при подразненні специфічних ядер таламуса лише в корі мозку [19, 25, 36]. Другий тип реакції полягав у періодичних коливаннях амплітуди ВП внаслідок появи і зникнення додаткового компонента і нагадував реакції наростання, описані в корі мозку при подразненні неспецифічних ядер таламуса [19, 25, 36].

Отже, в наших експериментах не тільки підтверджується існування зв'язків від вентролатерального ядра таламуса до кори мозочка [3, 28, 38], але і обґрунтовується певною мірою можливість складних функціональних взаємовідношень між цими двома структурами.

Література

1. Айрапетян, А. А., Ваганян Л. Г.— Физиол. журн. СССР, 1970, 56, 4, 527.
2. Адрианов О. С.— В сб.: Центр. и периф. механизмы нервн. деят., изд. АрмССР, Ереван, 1966, 3.
3. Амадуни А. С., Фанарджян В. В.— Нейрофизиология, 1971, 3, 2, 154.
4. Аршавский Ю. И., Беркинблит М. Б.— В сб.: Электрофизиол. нервн. сист., Ростов, 1963, 25.
5. Аршавский В. В., Мельник Т. С., Толмасская З. С.— В сб.: Матер. III Всесоюзн. симп. «Структ. и функцион. организация мозжечка», Винница, 1972, 22.
6. Бекай Л. Г., Монинава Э. С.— В сб.: Вопр. физиол. вегетат. нервн. сист. и мозжечка, Ереван, 1964, 107.
7. Братусь Н. В.— Электрофизиол. исслед. механизмов висцерорецепции. Автореф. дисс., Л., 1964.
8. Братусь Н. В.— Мозжечок и висцерорецепторы, Л., «Наука», 1969.
9. Вартанян Г. А.— Взаимодействие возбуждения и торможения в нейроне, «Медицина», 1970, 177.
10. Зайцев Ю. В., Лосев Н. А., Бородкин Ю. С.— Физиол. журн. СССР, 1970, 56, 3, 332.
11. Карамян А. И.— Функци. эволюция мозга позвоночных, «Наука», 1970.
12. Мороз В. М.— Электрофизиол. характеристика представит. слуховой системы в коре мозжечка. Автореф. дисс., К., 1972.
13. Радионова Е. А.— В сб.: Матер. III Всес. симп. «Структ. и функцион. организация мозжечка», Винница, 1972, 29.
14. Фанарджян В. В.— ДАН АрмССР, 1962, 35, 2, 89.
15. Фанарджян В. В., Амадуни А. С., Ханбабян М. В.— Журн. высш. нервн. деят., 1965, 15, 6, 1079.
16. Фанарджян В. В.— Регуляторные механизмы восходящего влияния мозжечка, Ереван, 1966.
17. Фанарджян В. В.— В сб.: Центр. и периф. механизмы нервн. деят., Ереван, 1966, 434.
18. Фанарджян В. В.— Физиол. журн. СССР, 1966, 52, 6, 687.
19. Dempsey S., Morison R.— Am. J. Physiol., 1942, 135, 293.
20. Dennerly Y., Combs C.— Exptl. Neurol., 1961, 127.
21. Desiraju T., Purgura D.— Brain Res., 1969, 15, 2, 544.
22. Dow R.— Biol. Rev., 1942, 17, 179.
23. Dow P., Moruzzi G.— Physiol. a. pathol. of the cerebellum, Minneapolis, 1958.
24. Eyarts E., Thach W.— Annual. Rev. Physiol. Palo Alto, Calif., 1969, 31, 451.
25. Favale E.— Boll. Soc. Ital. biol. sperim. 1961, 37, 20, 1060.
26. Infantellina F., Sanseverino E., Sperti L.— Arch. ital. biol., 1965, 49, 2, 97.
27. Infantellina F., Sanseverino E., Sperti L.— Boll. Soc. ital. biol. sperim., 1966, 42, 4, 149.
28. Ito M., Yoshida M., Obeta K.— Experientia, 1964, 20, 10, 575.
29. Larsell O.— Arch. Neurol. a. Psych., 1937, 38, 580.
30. Massion J.— Laval Med., 1969, 40, 5, 411.
31. Mitra Y., Snider R.— Exp. Neurol., 1969, 23, 3, 341.
32. Morin F., Lindner D., Catalano J.— Am. J. Physiol., 1957, 188, 2, 257.
33. Sakata H., Ishijima T., Toyoda J.— Japan J. Physiol., 1966, 16, 1, 42.
34. Snider R., Stowell A.— Feder. Proc., 1942, 1, 82.
35. Snider R., Niemer W.— A stereotaxic atlas of the cat brain, Chicago, 1961.
36. Spenser W., Brookhart J.— J. Neurophysiology, 1961, 74, 1, 26.
37. Whiteside J., Snider R.— J. Neurophysiol., 1953, 16, 4, 397.
38. Yamaguchi N. et al.— EEG a. Clin. Neurophysiol., 1963, 15, 6, 1006.

Надійшла до редакції
14.II 1974 р.

ELECTRICAL RESPONSES OF CEREBELLUM CORTEX UNDER STIMULATION OF THALAMUS VENTROLATERAL NUCLEUS

L. A. Solovyeva

Department of Normal Physiology, Medical Institute, Vinnitsa

Summary

In the cats narcotized by the chloralose-nembutal mixture the evoked potentials (EP) of the cerebellum cortex dorsal surface were recorded under stimulation of the ventrolateral nucleus of the thalamus (VLN). The latent period (LP) of EP was 3-12 ms. Under deep narcosis EP were two-component, positive-negative. The first component often proved to be splitted. Frequency of stimulation being 3-7 per second, the reaction of growing was observed. In the focus of the maximal activity (apex, ordinary and contralateral paramedian lobes) reproduction of EP was 20 per second. When narcosis was weakened the number of components in composition of EP increased. Under the low-frequent rhythmic stimulation (3-7 per second) the reaction of involvement was observed with the periodic vibration of EP amplitude. The reaction of growing and that of involvement could transfer into one another, depending on the depth of narcosis. A conclusion is drawn on the presence of different relations of the thalamus VLN with the cerebellum cortex. A part of them providing the short-latent EP is functionally more stable and perhaps has a small number of synaptic switching. The other part which is blocked when narcosis is deepened and provides for the appearance of the EP long-latent components is of polysynaptic character.