

УДК 612.826.4

Р. Р. Велика, В. М. Ільїн

ВИКЛИКАНІ РЕАКЦІЇ НЕЙРОНІВ ЗОРОВОЇ КОРИ ПРИ СТИМУЛЯЦІЇ ГІПОТАЛАМІЧНИХ УТВОРЕНЬ

Питанням роботи аналізаторних систем мозку присвячена велика кількість досліджень, які стосуються проблем виділення та переробки сенсорних аферентних сигналів на всіх рівнях аналізатора безпосередньо самою аналізаторною системою, проте, без урахування впливу підкоркових структур головного мозку. Однак важливість досліджень цих впливів, не викликає сумніву, особливо, якщо йдеться про корковий рівень аналізатора, оскільки кора має численні зв'язки з різними підкорковими структурами. Останнім часом також стає все більш очевидним, що ці впливи носять дуже складний та варіабільний характер і проявляються на всіх рівнях аналізаторної системи, що дуже утруднює їх інтерпретацію. Цим, можливо, і пояснюється порівняно невелика кількість праць, присвячених даній проблемі. При вивченні впливу підкоркових структур на роботу аналізаторних систем особливого значення набуває ретельний та всебічний статистичний аналіз одержаних даних [1].

З допомогою постстимульних гістограм (ПСГ) ми аналізували вплив подразнення різних областей гіпоталамуса на викликану спалахами світла імпульсну активність нейронів зорової кори кролика.

Методика досліджень

Проведено 16 гострих дослідів на знерухомлених *d*-тубокурарином кроликах. Вживляли біполярні ніхромові електроди (міжелектродна відстань 0,5 мм) у преоптичну область гіпоталамуса (АР), у передню гіпоталамічну область (АНА) та мамілярні ядра гіпоталамуса (ММ). Подразнення гіпоталамуса здійснювали прямокутними імпульсами струму, напруженням 5—8 В, одиничними серіями тривалістю 3 с з частотою 300 гц. Імпульсну активність одиничних нейронів зорової кори реєстрували позаклітинно з допомогою скляних мікроелектродів з опором 3—10 мом. Адекватним подразником були спалахи світла тривалістю 50 мс та частотою 1 гц.

Активність нейронів аналізували методом нормованих постстимульних гістограм (ПСГ), що підсумовують відповідні 50 послідовних спалахів світла до та після подразнення гіпоталамуса. ПСГ будувались з допомогою ЕОМ «Дніпро». Для кількісної оцінки ПСГ служила функція $R = \frac{\chi^2}{e}$, запропонована Бернсом та Смітом [9], де χ^2 — критерій «хі-квадрат», e — очікувана кількість імпульсів. Наводяться результати аналізу реакцій 30 нейронів.

Результати досліджень

З проаналізованих 30 нейронів 27 (90%) відповідали на стимуляцію спалахами світла. У 22 з них відповіді носили фазичний характер, у 5 — тонічний. Після подразнення гіпоталамуса зміни викликані спалахами світла активності вдалось виявити у 25 нейронів, причому після подразнення АР гіпоталамуса ці зміни зареєстровані у 21 нейрона з 23 (87%), при подразненні АНА у 19 нейронів з 22 (86%), при подразненні ММ у 10 нейронів з 16 (60%). В зв'язку з великою програмою досліджень тільки на 16 нейронах вдалось здійснити всі три подразнення

Викликані реакції нейронів

АР, АНА та ММ. З 22 на спалахи світла піддавали 14 з них — подразнення АР, АНА та ММ, а у 14 з них — тільки на спалахи світла тонічно.

Відповіді нейронів різних областей гіпоталамуса на спалахи світла 1 гц, а

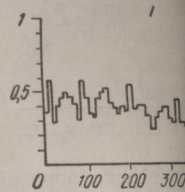


Рис. 1. Постстимуль

I — фонові активності
II — відповіді на подразнення
III — відповіді на подразнення в мс після спалахів

відповіді (ДЛВ) з частотою 1 гц та понад 1 гц.

Як показав аналіз, реакції різних областей гіпоталамуса на імпульсну активність нейронів зорової кори (таблицю).

Ефекти подразнення нейронів в одночасно з явлені лише у трьох нейронах при подразненні АНА. Аналіз спрямований на виявлення реакцій на подразнення різних областей гіпоталамуса.

При подразненні АНА реакції нейронів зорової кори переважало збільшення ДЛВ (рис. 1, 2). Зміни відповіді на стимуляцію ММ. Зменшення КЛВ при збільшенні ДЛВ.

Зміни КЛВ та ДЛВ

Область гіпоталамуса	Кількість	
	Всього	
АР	21	з 23
АНА	19	з 21
ММ	10	з 16

М. Ільїн

ОНІВ ЗОРОВОЇ КОРИ
АМІЧНИХ УТВОРЕНЬ

стем мозку присвячена велика роблем виділення та переробки рівнях аналізатора безпосеред- те, без урахування впливу під- нак важливість досліджень цих якщо йдеться про корковий рі- ленні зв'язки з різними підкор- кож стає все більш очевидним, аріабільний характер і проявля- ми, що дуже утруднює їх інтер- порівняно невелика кількість вивченні впливу підкоркових особливого значення набуває ліз одержаних даних [1].

грам (ПСТГ) ми аналізували таламуса на викликану спала- ів зорової кори кролика.

джені

млених *d*-тубокурарином кроликах. тродна відстань 0,5 мм) у преоптичну ну область (АНА) та мамілярні ядра йснювали прямокутними імпульсами і тривалістю 3 с з частотою 300 гц. кори реєстрували позаклітинно з до- мом. Адекватним подразником були

рмованих постстимульних гістограм спалахів світла до та після подраз- ЕОМ «Дніпро». Для кількісної оцін-

а Бернсом та Смітом [9], де χ^2 — льсів. Наводяться результати аналі-

жені

(%) відповідали на стимуля- іді носили фазичний харак- оталамуса зміни викликані іти у 25 нейронів, причому и зареєстровані у 21 нейрона онів з 22 (86%), при подраз- ку з великою програмою до- йснити всі три подразнення

АР, АНА та ММ. З цих 16 клітин у 10 спостерігались зміни відповідей на спалахи світла після подразнення всіх трьох областей АР, АНА та ММ, а у 14 з них — при подразненні АР та АНА. У двох клітин ефекти подразнення АР, АНА та ММ не виявлені. Обидві ці клітини мали реакцію на світло тонічного типу.

Відповіді нейронів на спалахи світла та їх зміни після стимуляції різних областей гіпоталамуса аналізували, виділяючи в них коротколатентні відповіді (КЛВ) — перші 200 мс при частоті подразнення спалахами світла 1 гц, або перші 100 мс при частоті 2 гц та довголатентні

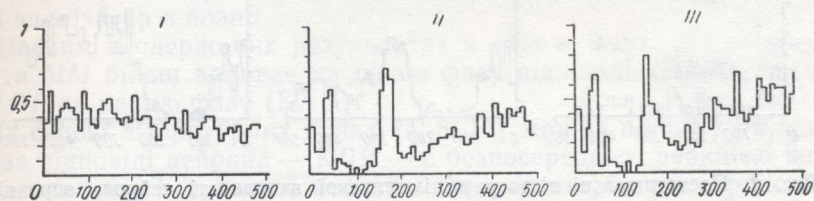


Рис. 1. Постстимульні гістограми імпульсної активності нейрона зорової кори кролика при подразненні АНА.

I — фонові активності; II — відповіді нейрона на спалахи світла до подразнення; III — відповіді нейрона на спалахи світла після подразнення. По горизонталі — час в мс після спалаху світла, по вертикалі — кількість імпульсів на один стимул.

відповіді (ДЛВ) з латентним періодом понад 200 мс при частоті подразнення 1 гц та понад 100 мс при частоті 2 гц.

Як показав аналіз одержаних ПСТГ, при подразненні всіх трьох областей гіпоталамуса АР, АНА та ММ спостерігались зміни частоти імпульсної активності нейронів як під час КЛВ, так і під час ДЛВ (див. таблицю).

Ефекти подразнення гіпоталамуса виявилися для більшої частини нейронів в одночасній зміні КЛВ та ДЛВ. Зміни тільки КЛВ були виявлені лише у трьох нейронів при подразненні АР та двох нейронів при подразненні АНА. Зміна тільки ДЛВ була виявлена у одного нейрона при подразненні АР та одного нейрона при подразненні ММ.

Аналіз спрямованості змін КЛВ та ДЛВ показав різницю в ефектах подразнення різних областей гіпоталамуса.

При подразненні АНА та ММ спостерігалось чітке збільшення частоти нейронних розрядів під час ДЛВ та під час КЛВ, але при цьому переважало збільшення ДЛВ над збільшенням КЛВ на 10—20% (рис. 1, 2). Зміни такого характеру виявлені у 14 нейронів з 16, які відповідали на стимуляцію АНА, та у 10 нейронів з 10, які відповідали на стимуляцію ММ. У одного нейрона при стимуляції АНА спостерігалось зменшення КЛВ при сталості ДЛВ, та у одного — збільшення КЛВ при сталості ДЛВ.

Зміни КЛВ та ДЛВ на спалахи світла після стимуляції різних областей гіпоталамуса

Область гіпоталамуса	Кількість відповідаючих нейронів				Характер відповіді			
	Всього	КЛВ	ДЛВ	КЛВ та ДЛВ	КЛВ		ДЛВ	
					Посилення	Пригнічення	Посилення	Пригнічення
АР	21 з 23	4	1	16	14	6	14	3
АНА	19 з 21	2	0	17	18	1	17	0
ММ	10 з 16	0	1	9	9	0	10	0

Більш складний характер мала спрямованість змін КЛВ та ДЛВ при стимуляції АР гіпоталамуса. У 13 нейронів з 21 (62%), що відповідали на подразнення АР, ефекти подразнення залежали від співвідношення фонові та викликані активності дослідженого нейрона. Коли рівень викликані активності був нижче фонові (рис. 3, а), після подразнення АР спостерігається збільшення реакцій на світло, коли ж рівень викликані активності був вище фонові, після подразнення АР

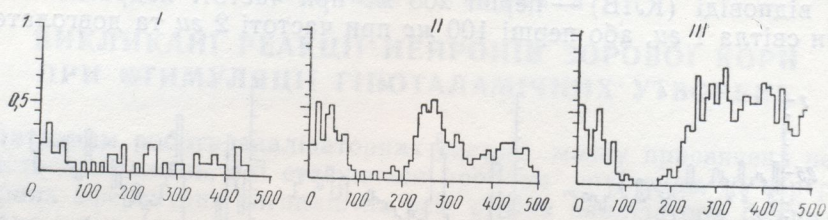


Рис. 2. Постстимульні гістограми імпульсної активності нейрона зорової кори кролика при подразненні ММ.
Умовні позначення див. рис. 1.

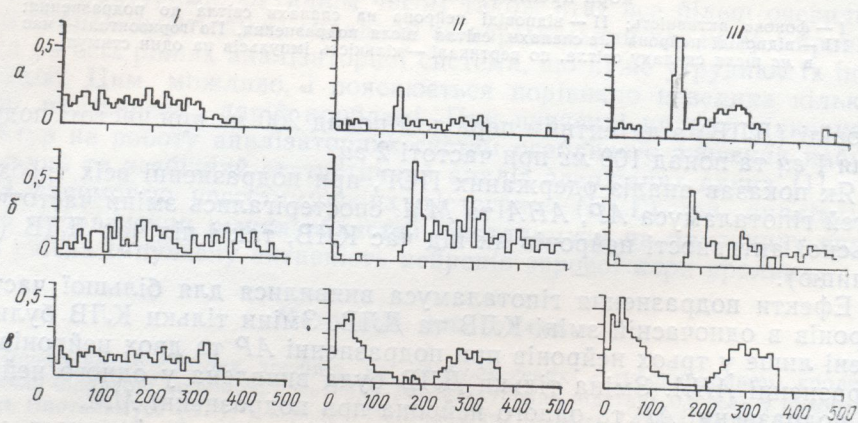


Рис. 3. Постстимульні гістограми імпульсної активності нейронів (а, б, в) зорової кори кролика при подразненні АР.
Умовні позначення див. рис. 1.

відповіді нейронів на світло зменшувались (рис. 3, б). Це збільшення чи зменшення частоти розрядів нейронів полягало в переважному збільшенні чи зниженні КЛВ при збільшенні чи незмінності ДЛВ. У восьми нейронів після гіпоталамічної стимуляції АР збільшувались як КЛВ, так і ДЛВ, хоча рівень викликані активності був вище рівня фонові (рис. 3, в). Збільшення КЛВ при стимуляції АР, на відміну від ефектів стимуляції АНА та ММ, було більш виражене, ніж збільшення ДЛВ: у різних нейронів КЛВ зростає на 15—30% більше, ніж ДЛВ. Спільним для всіх подразнень є незмінність часового розподілу, латентного періоду та тривалості відповіді.

Обговорення результатів досліджень

В результаті аналізу експериментальних даних були виявлені чіткі впливи подразнень АР, АНА та ММ на викликану спалахами світла активність більшості (90%) досліджених нейронів. Таку велику кількість

нейронів, які змінювали гіпоталамуса, вдалося прийому підсумовувати відповіді при візуальній також виявлена якісних ефектів подразнення. Тер впливів різних об'єктів дані про вплив гіпоталамічних нейронів і диференційований характер аналізу є невідомим.

Цікавим в одержанні АНА та ММ більш виражені АР на ранню фазу.

На основі літературних даних фаза відповіді нейрона на надходження імпульсів специфічних аферентів участь нейрона в процесі відбувається в системі кори.

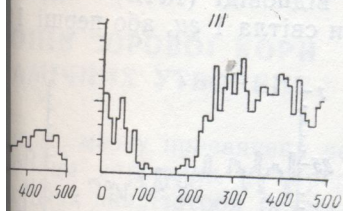
Різні ефекти подразнення в тих же нейронах кори можна гадати, що в системі активації, в системі активації м.

Якщо виходити з виявленого раніше гіпоталамуса [4, 13] АНА та ММ більше проявляються АР — на нижчих рівнях.

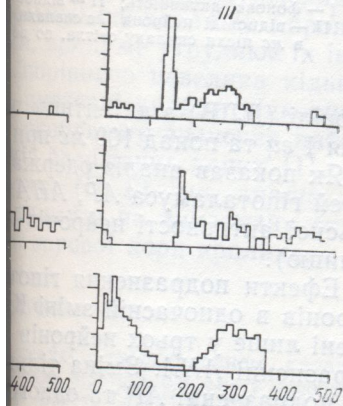
Існування еферентних зв'язків доводилось давно встановити, оскільки не було кінців. В останні роки — як морфологічні, так і функціональні, чать, що преоптичний і еферентні зв'язки нашого припущення: хідно відзначити, що можливість спрямованості нейрона від ретиногенезу залежності, а також та подразнення АНА ших досліджень.

1. Бернс Б. Неопределенность в зрительной системе.
2. Великая Р. Р. Изменения спонтанной активности при раздражении ретины.
3. Кожечкин Н. Изменения спонтанной активности при раздражении ретины.
4. Куман Э. А., Лагунов В. В. Изменения спонтанной активности при раздражении ретины.

спрямованість змін КЛВ та ДЛВ нейронів з 21 (62%), що відповідає залежності від співвідношення дослідженого нейрона. Коли не фонної (рис. 3, а), після по-ня реакцій на світло, коли ж рі-фонової, після подразнення АР



ної активності нейрона зорової
азненні ММ.
в, рис. 1.



тивності нейронів (а, б, в) зоро-
азненні АР.
рис. 1.

ь (рис. 3, б). Це збільшення
лягало в переважному збіль-
и незмінності ДЛВ. У восьми
АР збільшувались як КЛВ,
ості був вище рівня фонної
ії АР, на відміну від ефектів
мене, ніж збільшення ДЛВ: у
більше, ніж ДЛВ. Спільним
розподілу, латентного періо-

досліджень

их даних були виявлені чіткі
ликану спалахами світла ак-
ронів. Таку велику кількість

нейронів, які змінювали свої відповіді на спалахи світла після стимуляції гіпоталамуса, вдалося виявити завдяки використанню статистичного прийому підсумовування (ПСГ), тоді як для багатьох нейронів оцінка відповідей при візуальному огляді електрограм була утруднена. Була також виявлена якісна різниця ефектів подразнення АНА та ММ від ефектів подразнення АР. Ці дані свідчать про диференційований характер впливів різних областей гіпоталамуса на зоровий аналізатор. Якщо дані про вплив гіпоталамічної стимуляції безпосередньо на активність одиничних нейронів вже не є несподіваними [2, 3, 5, 12], то факт про диференційований характер впливу даних областей гіпоталамуса на зоровий аналізатор є новим.

Цікавим в одержаних результатах є також факт, що подразнення АНА та ММ більш впливає на пізню фазу відповіді (ДЛВ), а подразнення АР на ранню фазу (КЛВ).

На основі літературних даних [4, 8, 13] можна припустити, що рання фаза відповіді нейрона — КЛВ — є безпосередньо реакцією нейрона на надходження імпульсної послідовності від рецепторів, що приходять по специфічних аферентах. Пізня фаза — ДЛВ — відображає, можливо, участь нейрона в процесах дальшої переробки інформації, які здійснюються в системі кори — підкорка [7].

Різні ефекти подразнення АР та подразнення АНА та ММ на одних і тих же нейронах кори дозволяють висунути два припущення: по-перше, можна гадати, що вплив АР та АНА і ММ опосередковані різними системами активації, які діють безпосередньо на рівні кори; по-друге, ці системи активації можуть діяти на різні рівні аналізаторної системи.

Якщо виходити з останнього припущення, враховуючи наші дані та виявлений раніше генетичний зв'язок КЛВ та ДЛВ з різними рівнями аналізатора [4, 13], то можна сказати, що ефекти подразнень АНА та ММ більше проявляються на корковому рівні аналізатора, а ефекти АР — на нижчих рівнях та вході аналізатора — сітківці.

Існування еферентного контролю зорового входу передбачалось та доводилось давно [10, 11]. Однак, ці перші дослідження зазнали критики, оскільки не були знайдені морфологічні еферентні волокна в сітківці. В останні роки були одержані дані про існування таких зв'язків — як морфологічних, так і електрофізіологічних [6]. Ці дані свідчать, що преоптична область гіпоталамуса (АР) має як аферентні, так і еферентні зв'язки з сітківкою, що може підтвердити правомочність нашого припущення про вплив подразнення АР на сітківку. Але необхідно відзначити, що ці впливи дуже складні та варіабільні. Існує залежність спрямованості впливу подразнення АР на викликану активність нейрона від рівня попередньої фонної активності. Уточнення цієї залежності, а також підтвердження гіпотези про вплив подразнення АР та подразнення АНА і ММ на різні рівні зорової системи потребує дальших досліджень.

Література

1. Бернс Б. Неопределенность нервной системы, М., «Мир», 1969.
2. Великая Р. Р. О влиянии гипоталамических ядер на электрическую активность нейронов зрительной коры. — Нейрофизиология, 1975, 7, 3, 313—316.
3. Кожечкин Н. С., Жадина С. Д., Бондарь Г. Г., Нестерова И. В. Изменение спонтанной и вызванной активности нейронов зрительной коры кролика при раздражении различных областей гипоталамуса. — Журнал ВНД, 1975, 25, 6, 1274—1283.
4. Куман Э. А., Латаш Л. П. Полуфункциональный характер ответов одиночных нейронов зрительной коры бодрствующей крысы на вспышки света. — Нейрофизиология, 1970, 2, 3, 242—250.

5. Латаш Л. П., Куман Э. А. Изменение реакций нейронов зрительной коры на вспышки света при гипоталамической и ретикулярной стимуляции. — *Нейрофизиология*, 1971, 3, 4, 359—368.
6. Новохатский А. С. О вызванном световым раздражением сетчатки потенциале гипоталамуса. — В сб.: *Физиология зрения в нормальных и экстремальных условиях*, Л., «Наука», 1969, 96—101.
7. Прибрам К. Языки мозга, М., «Прогресс», 1975.
8. Супин А. Я. Нейронные механизмы зрительного анализа, М., «Наука», 1974.
9. Burns B. P., Smith J. K. Transmission of information in the unanesthetized cat's isolated forebrain. — *J. Physiol.*, 1962, 164, 238—251.
10. Granit R. Centrifugal and antidromic effects on ganglion cells of retina. — *J. Neurophysiol.*, 1955, 18, 388—392.
11. Hernandez-Peon R., Scherrer H. Central mechanisms controlling conduction along central sensory pathways. — *Acta Neurol. Latin. American.*, 1955, 1, 256—261.
12. Vanegas H., Foote W., Flynn F. P. Hypothalamic influences upon activity of unit of the visual cortex. — *Jale Journ. biol. a med.*, 1969/1970, 42, 191—201.
13. Williamson P. D., Joff W. R., Allisen T. Somato-sensory voked responses in patients with unilateral cerebral lesions. — *EEG Clin. Neurophysiol.*, 1970, 28, 566.

Відділ фізіології проміжного мозку
Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця
АН УРСР, Київ

Надійшла до редакції
22.III 1976 р.

R. R. Velikaja, V. N. Il'in

EVOKED RESPONSES OF VISUAL CORTEX NEURONS WITH STIMULATION OF HYPOTHALAMIC FORMATIONS

Summary

The effects of electric stimulation of hypothalamus preoptic area (PA), anterior hypothalamic areas (AHA) and mammillary bodies (MB) on the responses of visual cortex neurons to light flashes were studied in immobilized rabbits.

It was found that the evoked stimulation of hypothalamic nuclei changed in 90% of the studied neurons. The poststimulus histogram method resulted in quality differences between the effect of stimulation of PA and effect of stimulation of AHA or of MB.

After stimulation of AHA or MB the neuronal responses to flashes increased (predominantly the long-latency responses (LLR) increased).

The effect of PA stimulation was more complex and variable. In this case the changes of neuronal response depended on correlation between the evoked and background activity of the same neuron and predominantly the short-latency response (SLR) increased.

It is suggested that PA and AHA or MB affect the different levels of visual analyzer.

Department of Diencephalon Physiology,
the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

ЭФЕКТЫ ВВЕДЕНИЯ

Мигдалевидний комплекс, бере активну участь у поведінці, емоційній, а також різноманітній діяльності організму. Відомо, що при стимуляції мигдалевидного комплексу змінюється поведінка, емоційний стан, а також різноманітні функції організму. Зокрема, при стимуляції мигдалевидного комплексу змінюється поведінка, емоційний стан, а також різноманітні функції організму. Зокрема, при стимуляції мигдалевидного комплексу змінюється поведінка, емоційний стан, а також різноманітні функції організму.

Нас цікавила можливість впливу базолатеральних мигдалевидних ядер на діяльність моделювання епілептичного процесу. Для моделювання епілептичного процесу використовували карбохолін швидко гідролізується ефекти його дії слабкіше, ніж карбохолін, що не гідролізується, а саме, як і ацетилхолін, який гальмує ферментативну діяльність, повідомляється про епілептичний карбохолін у гідролізується кроликів [14] та кішок.

Ми вивчали ефекти мигдалевидних ядер у моделюванні поширення епілептичного вогнища у структурі мозку.

Досліди проведені на кроликах. Біполярні ніхромові електроди мигдалевидного комплексу коаксальної конструкції закріплювалися на поверхні мозку. Електроди фіксувалися на поверхні мозку за допомогою нити. Електроди фіксувалися на поверхні мозку за допомогою нити. Електроди фіксувалися на поверхні мозку за допомогою нити.