

УДК 612.178.4+612.281

Б. А. Стремоусов, Н. И. Редько

ИЗМЕНЕНИЯ СЕРДЕЧНОГО РИТМА И ДЫХАНИЯ ПРИ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЯХ, ВЫЗВАННЫХ ЭЛЕКТРОСТИМУЛЯЦИЕЙ ХВОСТАТОГО ЯДРА И ГИПОТАЛАМУСА

Наименее изученной стороной деятельности хвостатых ядер переднего мозга является участие их в регуляции вегетативных функций и, в частности, деятельности сердца и дыхания. В литературе описаны полиморфные изменения указанных функций при раздражении хвостатых ядер, которые возникали изолированно или сопровождали определенные поведенческие эффекты [1, 2, 7, 11, 12, 18]. В хронических опытах одни авторы наблюдали учащение сердечного ритма [1, 12], другие — разнонаправленные изменения его, тесно взаимосвязанные со спецификой поведенческих эффектов [8, 11]. Наблюдались также различные изменения дыхания: учащение дыхания [3, 18], учащение с уменьшением амплитуды [8], учащение и замедление дыхания [1]. Соотношение же сердечного и дыхательного компонентов в поведенческих реакциях раздражения хвостатых ядер остается неисследованным. Изучение этого вопроса, проведенное в сопоставлении с эффектами раздражения гипоталамуса, как более широко исследованной структуры мозга, позволило бы, по нашему мнению, более определенно судить об участии хвостатых ядер в супрабульбарных механизмах регуляции сердечной деятельности и дыхания.

Методика исследований

Опыты проводились на взрослых непородистых кошках с предварительно вживленными биполярными макроэлектродами в хвостатые ядра (ХЯ) и задний отдел гипоталамуса (ЗГ), согласно координат атласа Джаспера и Аймон-Марсана [16]. К проведению опытов приступали через 5—6 дней после операции. Раздражение производилось синусоидальным током частотой 30 Гц и силой 0,01—0,15 мА при напряжении до 3 В. Раздражения продолжительностью 10—20 с наносили с интервалами 3—5 мин. Регистрацию ЭКГ осуществляли во втором отведении. Дыхание регистрировали с помощью тензометрического устройства на регистраторе 8ЕЕГ-1 по изменению окружности грудной клетки. Оценку амплитуды дыхания проводили по изменению размаха пера регистратора в процентах к исходному уровню. Поведение регистрировали протокольно. Опыты повторяли через двое и более суток. На 18 кошках проведено 103 опыта. У шести кошек исследовали дыхание и поведение, у 12 — сердечный ритм, дыхание и поведение. При раздражении 24 точек ХЯ и 4 точек ЗГ зарегистрировано 577 результатов. По окончании опытов мозг животных фиксировали в формалине, после чего производили уточнение локализации очагов раздражения. При статистической обработке использованы методы прямых разностей [9] и корреляции рангов по Спирмену [14].

Результаты исследований

Раздражение ХЯ и ЗГ вызывало изменения частоты сердечных сокращений и дыхания, отличающиеся как в качественном, так и в количественном отношениях. Изменения сердечного ритма при раздраже-

нии ХЯ имели более длительный латентный период (4,1 против 2,2 с) и меньшее время последействия (10,8 против 17,5 с), чем при раздражении гипоталамуса ($p < 0,001$). В пределах ХЯ для каудальных отделов характерны меньший латентный период (3,3 против 4,9 с) и большее время последействия (12,0 против 9,6 с), чем для роstralных ($p < 0,001$).

Преобладающим типом реагирования сердечного ритма на раздражение ХЯ являлось учащение его на 3—21 уд/мин (53% точек) как при раздражении, так и после него (табл. 1). Раздражение 33% точек, расположенных преимущественно в каудальных отделах ХЯ, сопровождалось замедлением сердечного ритма на 2—40 с последующим учащением на 2—8 уд/мин. Более глубокие изменения возникали при раздражении ЗГ. У всех кошек частота сердечных сокращений возрастала на 30—39 уд/мин, и лишь у кошки № 1 учащению предшествовало замедление на 21 уд/мин.

Таблица 1

Изменения частоты сердечных сокращений и дыхания при раздражении хвостатого ядра и гипоталамуса

№ кошки	Частота сердечных сокращений			Частота дыхания		
	Исходная частота $M \pm \sigma$	Изменение при раздражении $D \pm m(D)$	p	Исходная частота $M \pm \sigma$	Изменение при раздражении $D \pm m(D)$	p

Ростральные отделы ХЯ

1	211 $\pm$ 5	-40 $\pm$ 4	<0,001	39 $\pm$ 6	+8 $\pm$ 6	>0,2
2	169 $\pm$ 3	+6 $\pm$ 2	<0,02	43 $\pm$ 5	+13 $\pm$ 3	<0,001
3	136 $\pm$ 2	+11 $\pm$ 2	<0,001	21 $\pm$ 2	+18 $\pm$ 7,5	<0,05
4	169 $\pm$ 6	+12 $\pm$ 5	<0,05	45 $\pm$ 3	+6 $\pm$ 5	>0,2
5	133 $\pm$ 2	+8 $\pm$ 3	<0,05	34 $\pm$ 3	+14 $\pm$ 6	<0,05
7	162 $\pm$ 1	+6 $\pm$ 2	<0,01	50 $\pm$ 3	+5 $\pm$ 2,3	<0,05
9	96 $\pm$ 4	+8 $\pm$ 2	<0,01	30 $\pm$ 1	+18 $\pm$ 4	<0,01
12	86 $\pm$ 2	+4 $\pm$ 2	>0,05	35 $\pm$ 3	+28 $\pm$ 8	<0,01

Каудальные отделы ХЯ

1	200 $\pm$ 3	-33 $\pm$ 4	<0,001	36 $\pm$ 2	+30 $\pm$ 4	<0,001
2	154 $\pm$ 2	-4 $\pm$ 1,5	<0,05	58 $\pm$ 4	+25 $\pm$ 5	<0,001
3	129 $\pm$ 6	+8 $\pm$ 5	>0,1	22 $\pm$ 2	+18 $\pm$ 7	>0,05
6	114 $\pm$ 2	-8 $\pm$ 2	<0,001	22 $\pm$ 2	+1 $\pm$ 1	>0,5
11	107 $\pm$ 2	+2 $\pm$ 0,9	<0,05	34 $\pm$ 6	+16 $\pm$ 5	<0,01
13	171 $\pm$ 5	+17 $\pm$ 4	<0,001	66 $\pm$ 6	+43 $\pm$ 9	<0,02
14				27 $\pm$ 1	+41 $\pm$ 9	<0,02

Задний отдел гипоталамуса

1	191 $\pm$ 7	+36 $\pm$ 5	<0,001	29 $\pm$ 3	+37 $\pm$ 8	<0,05
6	104 $\pm$ 2	+39 $\pm$ 5	<0,001	25 $\pm$ 2	+22 $\pm$ 4	<0,001
7	174 $\pm$ 7	+32 $\pm$ 8	<0,001	47 $\pm$ 1	+17 $\pm$ 4	<0,01
14	135 $\pm$ 4	+30 $\pm$ 10	<0,05	25 $\pm$ 2	+16 $\pm$ 3	<0,01

Примечание. Частота дана в циклах в мин. M —средняя арифметическая величина; σ —среднеквадратическое отклонение; D —средняя арифметическая разности; $m(D)$ —средняя ошибка; p —показатель достоверности разности.

Разнонаправленные дыхательные реакции при раздражении ХЯ имели меньший латентный период, чем изменения сердечного ритма (3,3 против 4,1 с); при раздражении ЗГ изменения дыхания и сердечного ритма наступали одновременно. Дыхательные реакции всегда были продолжительнее изменений частоты сердечных сокращений, при этом время последствия реакции ЗГ было больше, чем ХЯ (22,7 против 14,6 с).

У шести кошек, у которых исследовали только дыхательные и поведенческие реакции, раздражение ХЯ производилось пороговыми или близкими к ним сверхпороговыми силами тока. Результатом таких воздействий являлось уменьшение глубины ($-19 \pm 4\%$; $p < 0,001$) без достоверного изменения частоты дыхания. У 12 кошек применяли сверхпороговые силы тока (1,5—2 пороговых величины), которые позволяли наблюдать полное развитие поведенческого эффекта, а также сердечного и дыхательного компонентов его. При этом структура дыхательных реакций отличалась от наблюдаемой у первых шести кошек. На первый план выступали изменения частоты дыхательных движений — учащение дыхания наблюдалось в 77% случаев. Каудальные отделы ХЯ реагировали более постоянно и однонаправленно, сравнительно с ростральными. При раздражении первых развивалось более частое дыхание. В то же время глубина дыхания изменялась достоверно только у кошек № 1 и 7: у первой уменьшалась на 37—43% ($p < 0,001$), а у другой увеличивалась на 11% ($p < 0,01$).

Дыхательные реакции ЗГ сравнительно с ХЯ отличались лучшей воспроизводимостью, и однонаправленностью. Во всех случаях раздражений ЗГ дыхание учащалось на 15—17 циклов/мин (табл. 1), и в 77% уменьшалась глубина его на 17—30% ($p < 0,05$).

В связи с тем, что при раздражении ХЯ дыхательные реакции опережали изменения сердечного ритма, для выявления взаимосвязи между изменениями дыхания и ритма сердца все полученные результаты были разделены сначала на две группы относительно учащения и урежения дыхательных движений, и в каждой группе было определено процентное соотношение разнонаправленных изменений сердечного ритма. Затем такое же разделение и вычисление соотношения изменений сердечного ритма было произведено относительно увеличения и уменьшения глубины дыхания (табл. 2).

Это позволило выявить следующие особенности. При раздражении ростральных отделов ХЯ изменение дыхания чаще сопровождалось тахикардией, а при раздражении каудальных — брадикардией. И в том, и в другом случаях учащение дыхания чаще сочеталось с тахикардией, а урежение с брадикардией. При раздражении ростральных отделов на фоне увеличившейся глубины дыхания чаще возникала тахикардия, а на фоне уменьшения ее — брадикардия; при раздражении же каудальных отделов как при увеличении, так и при уменьшении глубины дыхания чаще возникала брадикардия. После выключения раздражения ХЯ такие закономерности в соотношениях сердечного ритма и дыхания исчезали, и на фоне любого изменения дыхания чаще наблюдалась тахикардия.

При раздражении ЗГ тахикардия возникала во всех случаях одновременно с учащением дыхания, а также с уменьшением (77% случаев) или с увеличением глубины его (23%). Преобладало сочетание тахикардии с учащением и уменьшением глубины дыхания. Это же сочетание наиболее часто наблюдалось и после выключения раздражения, однако, в ряде случаев урежение дыхания сопровождалось брадикардией.

Таблица 2

Соотношение изменений сердечного ритма и дыхания при раздражении хвостатого ядра и гипоталамуса

Состояние показателей дыхания	Соотношение изменений сердечного ритма, в %								
	Хвостатое ядро						Задний отдел гипоталамуса		
	ростральные отделы			каудальные отделы			тахикардия	брадикардия	без изменений
	тахикардия	брадикардия	без изменений	тахикардия	брадикардия	без изменений			

При раздражении

Учащение дыхания	58	28	14	28	46	26	все 100 % раздражений сопровождались учащением сердечного ритма		
Урежение дыхания	50	33	17	8	92	—			
Увеличение глубины дыхания	65	15	20	23	46	31			
Уменьшение глубины дыхания	40	43	17	22	58	20			

После раздражения

Учащение дыхания	68	18	14	65	12	23	71	23	6
Урежение дыхания	55	18	27	35	35	30	40	60	—
Увеличение глубины дыхания	64	—	36	61	11	28	67	28	5
Уменьшение глубины дыхания	66	17	17	60	15	25	77	18	5

Статистическая обработка выявила заметную положительную корреляцию между изменениями сердечного ритма и частоты дыхательных движений при раздражении шести точек ХЯ из 16 ($r = +0,57$ до $+0,68$; $p < 0,01$) и высокую корреляцию этих показателей при раздражении ЗГ у двух кошек из четырех ($r = +0,77$; $p < 0,02$). Корреляции между частотой сердечных сокращений и глубиной дыхания статистически не выявлено.

При раздражении ХЯ пороговыми и в начале раздражения более интенсивными стимулами характерно возникновение поведенческих реакций типа общей настороженности и ориентировочно-исследовательских рефлексов. Эти реакции коррелировали с брадикардией, урежением дыхания и иногда с кратковременным апноэ (4—6 с). Более ярко эти реакции развивались при раздражении каудальных отделов ХЯ.

Обращает на себя внимание высокая индивидуальность этих реакций у отдельных животных с различными типами нервной деятельности. Представляет интерес сопоставление реакций у кошек № 1 и 3, у которых электроды были вживлены по одинаковым координатам с одной стороны в ростральные, а с другой — в каудальные отделы ХЯ. У кошки № 1, отличающейся двигательным беспокойством и неуравновешенностью поведения, раздражение обеих точек сопровождалось ярко выраженной реакцией типа ориентировочно-исследовательской с элементами тревоги. Такое же начало было свойственно и реакциям раздражения у нее ЗГ. При раздражении всех трех точек возникала брадикардия с коротким латентным периодом (0,5 с), дыхание учащалось с уменьшением глубины его, иногда с кратковременным апноэ.

У спокойной, уравновешенной кошки № 3 в начале раздражения аналогичных точек наблюдалась маловыраженная реакция типа общей нас-

тороженности, сопровождающаяся только изменениями частоты дыхания без изменений глубины его. Тахикардия возникала после длительного латентного периода (7 с) одновременно с двигательной реакцией и достигала максимума только после выключения раздражения. У других животных стадия ориентировочного поведения также отличалась индивидуальностью. Наряду с этим развитие однотипных двигательных реакций поворота головы и туловища в контралатеральную сторону — у всех животных сопровождалось, как правило, тахикардией и учащением дыхания без существенных изменений глубины его.

При стимуляции ЗГ наблюдались более сложные поведенческие эффекты. Сначала возникали реакции типа ориентировочно-исследовательских с беспокойными поисковыми движениями, расширением зрачков, пилоэрекцией и элементами агрессивного поведения. Эти проявления коррелировали с тахикардией, учащением дыхания и уменьшением глубины его. После выключения раздражения наблюдались облизывания, глотательные движения, которые сочетались с брадикардией и урежением дыхания.

Обсуждение результатов исследований

Как показывают приведенные результаты исследований, раздражение ХЯ закономерно сопровождалось изменениями сердечного ритма, дыхания и поведения, которые, несмотря на полиморфность, обладали определенной специфичностью сравнительно с гипоталамусом. Сопоставляя собственные результаты с данными других авторов, мы выявили с одной стороны — определенное сходство, а с другой — некоторые различия. Как и в исследованиях Суворова [12], при раздражении ХЯ мы наблюдали тахикардию, в то же время при активации каудальных отделов его возникала брадикардия. В отличие от исследований, в которых наблюдалось только учащение дыхания [3, 18] или учащение с уменьшением амплитуды [8], мы наблюдали как уменьшение, так и увеличение частоты и глубины дыхания. Данные об изменении сердечного ритма при раздражении ЗГ совпадают с общеизвестными, однако, в отличие от сведений других авторов [5, 17], изменения дыхания отличались большей однонаправленностью.

Существует представление о том, что в супрабульбарных структурах мозга отсутствуют четко отграниченные центры регуляции дыхания и кровообращения [6, 10]. Считают, что механизмы регуляции этих функций на корково-подкорковом уровне входят в интегративную структуру сложных рефлексов, осуществляемых на данном уровне, и всецело подчинены специфике их [6]. Как при раздражении ХЯ, так и ЗГ мы наблюдали тесную взаимосвязь изменений сердечного ритма и дыхания с характером поведенческих эффектов. Неоднозначность участия ХЯ и ЗГ интегративной деятельности мозга обуславливает четкие отличия, наблюдаемые в структуре изменений сердечного ритма и дыхания. В реакциях ЗГ эти изменения развиваются одновременно с ярким, эмоционально насыщенным поведением и отличаются большей амплитудой, однонаправленностью и продолжительностью, а также более тесной корреляцией между отдельными компонентами реакций сравнительно с реакциями ХЯ. Для последних характерно фрагментарное, бедное эмоциями поведение.

Функциональная гетерогенность отдельных участков ХЯ относительно сердечного ритма и дыхания объясняется соматотопической организацией его связей. В частности, каудальные отделы ХЯ более тесно связаны с таламическими ядрами, тогда как роstralные — с корой [4].

Индивидуальные особенности поведенческих эффектов, а также изменений сердечного ритма и дыхания находят свое объяснение в свете фактов, свидетельствующих об участии ХЯ с одной стороны — в процессах афферентного синтеза [2, 13, 15], а с другой — в эффекторных двигательных реакциях [15]. Вероятно, электростимуляция активизирует в первую очередь структуры, участвующие в переработке сенсорной информации, имитируя афферентную импульсацию. Дальнейшее развитие ответной реакции и ее вегетативное обеспечение реализуется через сложившиеся структурно-функциональные системы и всецело зависит от типа нервной деятельности. Это подтверждается сходством полученных нами результатов с данными исследований дыхательных реакций на адекватные раздражения анализаторов [10], в которых характер перестройки дыхания определяется типом нервной деятельности животного. К тому же в эффектах ХЯ мы наблюдали более раннее относительно сердечного ритма изменение дыхания, которое возникало, как и при действии адекватных раздражителей, одновременно с ориентировочным поведением.

Двигательные реакции и сопровождающая их тахикардия наступали после более длительного латентного периода под действием сверхпороговых стимулов. При активации эффекторных элементов ХЯ перестройка таких циклических вегетативных функций, как деятельность сердца и дыхание, происходила в основном за счет изменения количества циклов за единицу времени, а не качества отдельного цикла. При этом наиболее характерно сочетание учащения сердечного ритма с учащением дыхания без изменения глубины его. Ранее отмечалось, что сердечно-сосудистые и дыхательные реакции, сопровождающие двигательные эффекты ХЯ, сходны с возникающими при одинаковых по характеру фрагментах спонтанного двигательного поведения [11].

Выводы

1. Хвостатое ядро оказывает регулирующие влияния на деятельность сердца и дыхание. Механизмы этих влияний подчинены специфике поведения, формируемого с его участием.

2. По влиянию на деятельность сердца и дыхание хвостатое ядро неоднородно. Более глубокие изменения сердечного ритма возникают при активации ростральных отделов, тогда как для каудальных отделов характерны более глубокие изменения дыхания.

3. Влияния хвостатого ядра на деятельность сердца и дыхания отличаются от гипоталамических, что объясняется неоднозначностью участия этих структур в интеграции поведения. В гипоталамических реакциях существует более тесная корреляция между отдельными компонентами.

Литература

1. Бондарчук А. Н. Центральная регуляция вегетативных функций.— В кн.: Клиническая нейрофизиология. Л.: Наука, 1972, с. 286—325.
2. Бутхузи С. М. Электрофизиологические исследования хвостатого ядра.— Тбилиси: Мецниереба, 1971.— 286 с.
3. Ведяев Ф. П. О дыхательных эффектах раздражения некоторых подкорковых образований.— Физиол. журнал СССР, 1959, 45, № 1, с. 40—45.
4. Горбачевская А. И. Взаимные проекции различных отделов хвостатого ядра и некоторых ядер зрительного бугра.— В кн.: Стриопаллидарная система. Л.: Наука, 1973, с. 111—113.
5. Звягин В. П. Реакция дыхательных нейронов при воздействии на гипоталамус.— Тез. докл. симпоз. по нейрональной организации дыхательного центра. Куйбышев, 1973, с. 38—42.

6. Лагутина Н. И. Об участии коры и подкорковых отделов головного мозга в регуляции кровообращения и дыхания.— В кн.: Вопросы физиологии и патологии обезьян. Сухуми, 1961, с. 131—143.
7. Лагутина Н. И., Урманчеева Т. Г., Стремоусов Б. А. Изменение ритма сердечных сокращений при раздражении ядер стриопаллидарной системы у обезьян в хроническом опыте.— Физиол. журнал СССР, 1975, 61, № 7, с. 1081—1083.
8. Луханина Е. П. Влияние раздражения и разрушения ядер переднего мозга на периферические вегетативные показатели : Автореф. дис. ... канд. мед. наук.— Киев, 1969.— 23 с.
9. Монцевичюте-Эрингене Е. В. Упрощенные математико-статистические методы в медицинской исследовательской работе.— Пат. физиол. и эксперим. терапия, 1964, № 4, с. 71—78.
10. Сергиевский М. В., Меркулова Н. А., Габдрахманов Р. Ш., Якунин В. Е., Сергеев О. С. Дыхательный центр.— М. : Медицина, 1975.— 184 с.
11. Стремоусов Б. А. О значении подкорковых неостриарных ядер в регуляции кровообращения : Автореф. дис. ... канд. мед. наук.— Донецк, 1976.— 23 с.
12. Суворов Н. Ф. Центральные механизмы сосудистых нарушений.— Л., Наука, 1967.— 258 с.
13. Суворов Н. Ф. Роль стрио-таламо-кортикальной системы в условно-рефлекторной деятельности.— В кн.: Стриопаллидарная система. Л. : Наука, 1973, с. 3—13.
14. Урбах В. Ю. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях.— М. : Медицина, 1975.— 287 с.
15. Черкес В. А. Очерки по физиологии базальных ганглиев головного мозга.— Киев : изд-во АН УССР, 1963.— 109 с.
16. Jasper H., Ajmon-Marsan C. A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat.— Ottawa, 1954.— 67 с.
17. Karplus J. P., Kreidl A. Gehirn und sympathicus.— Arch. Gess. Physiol., 1927, 215, p. 667—670.
18. Spiegel E. A., Miller H. R., Oppenheimer M. J. Forebrain and rage reaction.— J. Neurophysiol., 1940, N 3, p. 538—548.

Кафедра нормальной физиологии
Ворошиловградского медицинского института

Поступила в редакцию
23.III 1978 г.

B. A. Stremousov, N. I. Red'ko

CHANGES IN HEART RATE AND RESPIRATION IN BEHAVIORAL RESPONSES ELICITED BY ELECTRICAL STIMULATION OF THE CAUDATE NUCLEUS AND HYPOTHALAMUS

Summary

The effect of electrostimulation of the caudate nucleus and hypothalamus on the heart rate, respiration and behaviour was investigated in experiments with unrestrained cats. The functional heterogeneity of the caudate nucleus different parts was revealed relative to the mentioned functions. Distinctive features of the caudate responses are shown in comparison with the hypothalamus. There is a close correlation between the vegetative functions and behaviour. The conclusions are drawn that the caudate nucleus regulating mechanisms of heart rate and respiration are involved into functional systems of behaviour formed with participation of the basal ganglia.

Department of Normal Physiology,
Medical Institute, Voroshilovgrad