

УДК 612.826

Е. П. Луханина, А. Н. Литвинова

ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ И ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ ПОСЛЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО ВЫКЛЮЧЕНИЯ СТРИАТУМА И ПАЛЛИДУМА МЕТОДОМ АНОДНОЙ ПОЛЯРИЗАЦИИ

Для изучения физиологической роли стриатума и паллидума широко используется метод их электролитического разрушения [4, 5, 6—10, 12, 17, 18, 20, 22, 23]. Однако, как показали гистологические исследования мозга, после электрокоагуляции базальных ганглиев развиваются значительные вторичные дегенеративные изменения в выше- и нижерасположенных структурах мозга [6, 18]. Не исключено, что наблюдаемые после электрокоагуляции стриатума и паллидума изменения поведения, двигательных и вегетативных функций, электрофизиологических показателей и т. д. в определенной степени осложнены этой вторичной дегенерацией. Метод функционального обратимого выключения подкорковых ядер позволяет избежать вторичной дегенерации.

В настоящее время известно несколько методов функционального выключения подкорковых структур: охлаждение, распространяющаяся депрессия при введении химических веществ и анодная поляризация. Преимуществом последнего метода является то, что он не требует изготовления сложных проводников. Могут быть использованы обычные раздражающие и отводящие электроды. Описано эффективное использование этого метода в клинике [3, 24] и эксперименте для временного выключения гипоталамуса [16], миндалины [1], отдельных звеньев двигательного и зрительного анализаторов [11].

Мы исследовали возможность применения и параметры анодной поляризации для функционального выключения хвостатого ядра и бледного шара в условиях хронического эксперимента.

Изучали поведенческие реакции, исследованные ранее при электрокоагуляции стриатума и паллидума. Для суждения о функциональном состоянии поляризуемых участков проводили регистрацию их электрической активности.

Методика исследований

Опыты проведены на девяти кошках. У животных вырабатывался условный пищедобывательный рефлекс на звуковые щелчки (2 Гц) в виде побежки к кормушке и открывания ее заслонки лапой. После упрочения рефлекса проводили операцию по вживлению электродов: одним кошкам — по два биполярных электрода с каждой стороны в головку и тело хвостатого ядра, другим — по одному биполярному электроду с обеих сторон в бледный шар. Индифферентный электрод вводили в толщу лобно-носовой кости. Методика изготовления и крепления электродов описана нами ранее [7]. Через семь—десять дней после операции кошек брали в опыт. До и после поляризации исследовали: натуральный пищевой рефлекс (наличие, характер осуществления), условный пищедобывательный рефлекс (латентный период, длительность осуществления, регулярность проявления) и оборонительную реакцию избегания (латентный период и

пороговые значения электрического тока, вызывающие реакцию избегания у кошки при воздействии на рецепторы кожи лап).

Поляризацию структур мозга осуществляли постоянным током, в большинстве опытов с положительным полюсом на активных электродах. В части опытов использовали биполярную и катодную поляризацию для сравнения. Исследовали разные силы тока — от 50 мкА до 1 мА, чаще всего использовали силы тока в пределах 100—500 мкА. Длительность поляризации колебалась от 30 с до 2 мин в каждом подэлектродном участке.

Электрическую активность поляризуемых участков мозга регистрировали монополярно на электроэнцефалографе МТ-014 в бодрствующем состоянии животного при диапазоне частот 0,3—150 Гц.

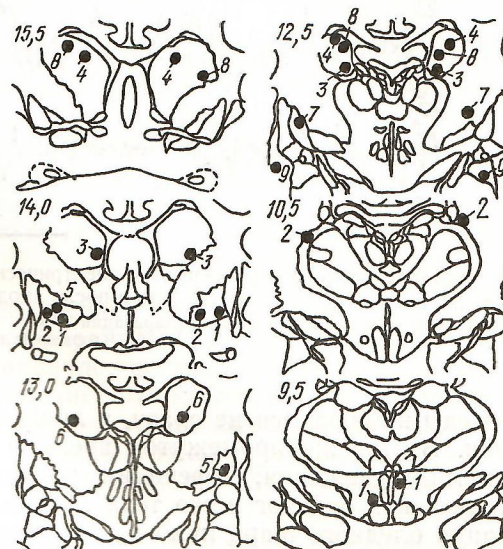
По окончании опытов через электроды пропускали постоянный ток силой 2 мА в течение 20—30 с для образования метки в области локализации кончика электрода. Мозг опытных животных подвергали морфологическому исследованию.

Результаты исследований

На рис. 1 представлены схемы мозга кошки из атласа Джаспера и Аймон-Марсана с указанием локализации кончиков вживленных электродов. Анодная поляризация указанных участков стриатума и паллидума вызвала наиболее существенные изменения условного пищевого рефлекса. У кошек № 1, 2, 5 с локализацией электродов в бледном шаре и у кошек № 3, 4, 8 с электродами, вживленными в хвостатое ядро, условный пищедобывательный рефлекс после двусторонней анодной поляризации исчезал на весь период наблюдения — до

Рис. 1. Схемы фронтальных срезов головного мозга из атласа Джаспера и Аймон-Марсана с указанием локализации электродов у девяти кошек.

Цифры вверху слева — фронтальные уровни срезов. Черные кружки — участки поляризации структур с указанием порядкового номера животного.



6 ч. Через сутки он нормализовался. В части опытов условный рефлекс исчезал не сразу; в первые 2—3 мин он мог проявляться с большим латентным периодом.

Односторонняя анодная поляризация бледного шара или хвостатого ядра приводила к удлинению латентного периода условного пищедобывательного рефлекса в три-четыре раза. Двусторонняя неполная анодная поляризация только головки или только тела хвостатого ядра через одну из пар вживленных электродов с каждой стороны сопровождалась удлинением латентного периода в три—пять раз, нерегулярностью проявления рефлекса, увеличением длительности его осуществления. Пороговые значения тока для эффективной поляризации бледного шара были ниже, чем для хвостатого ядра и колебались в преде-

лах 50—250 мкА. Для хвостатого ядра они составляли 500 мкА — 1 мА.

Другие исследуемые поведенческие реакции — натуральный пищевой рефлекс и оборонительная реакция избегания в результате анодной поляризации бледного шара заметно не страдали.

Анодная поляризация хвостатого ядра также не оказывала существенного влияния на реакцию избегания. Натуральный пищевой рефлекс, как правило, после двусторонней анодной поляризации хвостатого ядра исчезал на разные сроки — от 15 мин до 6 ч. Иногда отказ

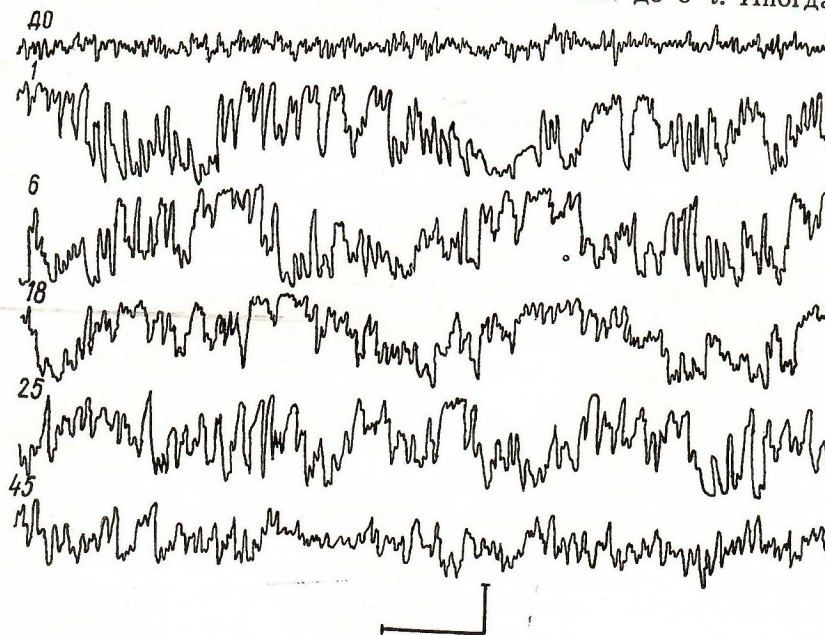


Рис. 2. Электроэнцефалограммы электрической активности бледного шара у кошки № 5 до и после анодной поляризации. Цифры слева — время после поляризации в мин. Калибровка: 100 мкВ по вертикали, 1 с по горизонтали.

от еды наблюдался не сразу, а лишь через 20—40 мин после поляризации. В этот же промежуток времени отмечалась обильная саливация, рвотные движения, дефекация, уринация и иногда развитие клоникотонических судорог всего тела продолжительностью 1—3 мин. Поляризация бледного шара никогда не вызывала судорог. Напротив, у кошек развивались вялость, сонливость.

В части опытов были применены биполярная и катодная поляризации стриатума и паллидума. Биполярная поляризация вызывала такие же изменения исследуемых показателей, как и анодная. При катодной поляризации той же силы, что и анодная, изменения были менее выражены: длительность исчезновения условного пищедобывательного рефлекса не превышала 30 мин — 2,5 ч; натуральная пищевая и оборонительная реакции не нарушались.

Представляло интерес сравнить эффекты поляризации стриатума и паллидума с результатами поляризации других подкорковых образований. Проведенная с этой целью двусторонняя анодная поляризация гипоталамуса (рис. 1, кошка № 1) вызвала отказ от еды, исчезновение условного пищедобывательного рефлекса на 8 ч, гиподинамию. Анодная поляризация миндалина (рис. 1, кошка № 9) сопровождалась

исчезновением натурального пищевого рефлекса. В первые 10 мин после поляризации наблюдался условный пищедобывательный рефлекс, но добытую пищу кошка не съедала. Затем условный рефлекс исчезал. На 27—34 мин развивался приступ клонико-тонических судорог всего тела продолжительностью 3—4 мин. Через 2—4 ч пищевой и пищедобывательный рефлексы восстанавливались. Оборонительная реакция избегания сохранялась вплоть до развития судорог и восстанавливалась вскоре после их окончания.

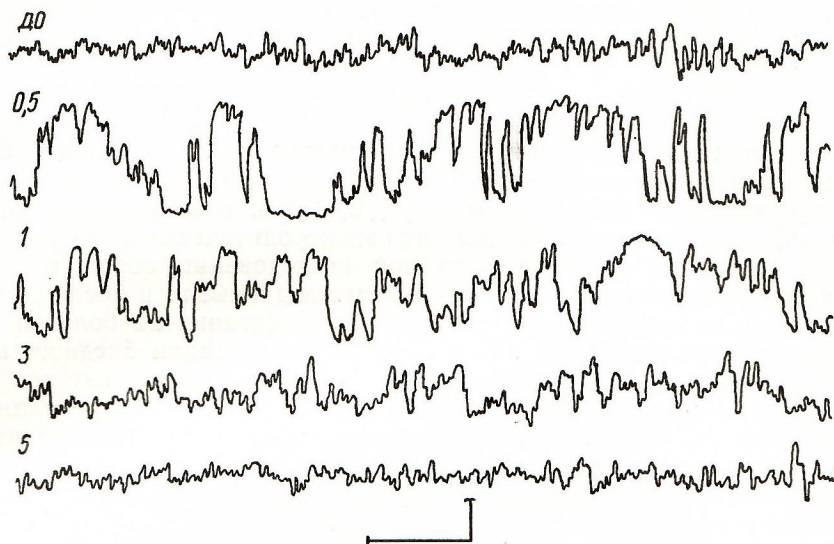


Рис. 2. Электроэнцефалограммы электрической активности бледного шара у кошки № 3 до и после анодной поляризации.
Условные обозначения см. рис. 2.

После анодной поляризации внутренней капсулы (рис. 1, кошки № 2 и № 7) исследуемые реакции сохранялись, при этом латентный период и другие показатели, как правило, оставались прежними. Катодная поляризация капсулы, в отличие от катодной поляризации стриатума и паллидума той же силы, оказалась более эффективной: она вызывала изменение условного пищедобывающего рефлекса — либо его исчезновение на 30—40 мин, либо удлинение его латентного периода в пять — семь раз.

При регистрации электрической активности бледного шара и хвостатого ядра было выявлено повышение амплитуды фоновых колебаний и часто замедление их ритма, наступавшие вследствие анодной поляризации. Характерным являлось также появление высокоамплитудных медленных колебаний частотой 0,3—1,1 Гц или увеличение их отчетливости. На рис. 2 и 3 продемонстрированы эти изменения. Видно, что после поляризации амплитуда фоновых колебаний повышается до 100—210 мкВ (при исходной амплитуде 30—80 мкВ), ритм замедляется на 4—6 кол/с. Амплитуда медленных волн достигает 150—220 мкВ. Длительность описанных изменений колебалась в зависимости от силы поляризующего тока и его экспозиции в значительных пределах — от 2 до 45 мин с последующим восстановлением субкортикограмм.

Аналогичные изменения наблюдались в электрической активности хвостатого ядра и бледного шара контралатеральной стороны.

Для сравнения с эффектами анодной поляризации (50 мкА — 1 мА, 30 с — 1 мин) были проведены записи электрической активности стриатума и паллидума после его биполярной микрополяризации постоянным током (5—10 мкА, 10 мин) и после его биполярной стимуляции прямоугольным импульсным током (10 В, 30 с, 50 Гц, 1 мс). Оказалось, что и при этих воздействиях возникают высокоамплитудные медленные волны частотой 0,4—0,6 Гц. При этом изменения электрической активности носили одинаковый характер вне зависимости от того, был ли электрод анодом или катодом. Повышения амплитуды и замедления ритма фоновых колебаний в этих случаях не наблюдалось.

Обсуждение результатов исследований

Отмечаемое в наших опытах исчезновение условного пищедобывательного рефлекса после анодной поляризации бледного шара согласуется с известными литературными [4, 5, 10] и собственными [8, 18] данными, полученными методом его электролитического разрушения. Результаты наших экспериментов при исследовании оборонительного рефлекса также совпадают с литературными данными: и после поляризации, и после электрокоагуляции реакция избегания на болевой раздражитель сохраняется [22]. При анодной поляризации бледного шара мы не наблюдали отказа от еды. В то же время рядом авторов описано развитие афагии после электролитического разрушения паллидарной области [4, 10, 18, 23]. По-видимому, афагия при электролитическом разрушении объясняется более обширным захватом соседних структур мозга и развивающейся вторичной дегенерацией, прежде всего, в области латерального гипоталамуса [6].

При сравнении эффектов поляризации и коагуляции хвостатого ядра обращает на себя внимание следующее. Поляризация только тела или только головки хвостатого ядра не приводила к исчезновению условного пищедобывательного рефлекса, отмечалось лишь удлинение его латентного периода и времени осуществления. После частичной электрокоагуляции хвостатого ядра условный пищедобывательный рефлекс также сохранялся [17]. При поляризации головки и тела хвостатого ядра условный рефлекс исчезал, как и после обширных стриарных разрушений [7, 12]. Электрооборонительные реакции сохранялись при обоих видах воздействия на стриатум [12].

Натуральная пищевая реакция после электрокоагуляции хвостатого ядра существенно не страдала и отсутствовала лишь в первые послеоперационные дни [9]. В опытах с поляризацией хвостатого ядра, как правило, развивалась афагия, которую мы склонны объяснять сопутствующими вегетативными расстройствами (обильная саливация, рвотные движения, уринация, дефекация), клонико-тонические судороги. После удаления стриатума методом отсасывания также отмечалось появление конвульсий [21]. Описано резкое усиление аудиогенных судорог после двусторонней электрокоагуляции хвостатого ядра [20].

Проанализировав функциональные изменения после анодной поляризации и сравнив их с эффектами электрокоагуляции, мы полагаем, что метод анодной поляризации может быть успешно использован для выключения хвостатого ядра и бледного шара в хроническом эксперименте. Методом биполярной поляризации также можно вызывать выключения деятельности подкорковых ядер. Наступающие вследствие поляризации функциональные нарушения носят обратимый характер с восстановлением в течение 6—24 ч. Следует отметить, что функциональное выключение паллидума при введении 10% раствора хлористого

калия в опытах Саркисяна с соавт. [14] вызывало более выраженные изменения поведения животных, чем при анодной поляризации. Даже одностороннее введение хлористого калия в бледный шар сопровождалось полным выпадением условных натуральных двигательных рефлексов, отказом от еды, локомоторной гиперактивностью. Результаты опытов Романовской [12] по исследованию условных пищедобывательных рефлексов после временного выключения стриатума введением новокаина хорошо согласуются с нашими данными.

Для выяснения вопроса о том, как изменяется функциональное состояние подкорковых структур в процессе поляризации, была проведена регистрация их электрической активности. При этом отмечалось повышение амплитуды и замедление ритма фоновых колебаний, что можно интерпретировать как развитие процесса «инактивации» в исследуемой структуре, связанного со снижением ее уровня возбуждения [15]. Еще одним характерным проявлением поляризации подкорковых структур являлось возникновение высокоамплитудных медленных волн частотой 0,3—1,1 Гц или увеличение их отчетливости. Аналогичные волны были зарегистрированы Бехтеревой с соавт. [3] при поляризации с лечебно-диагностической целью глубоких отделов головного мозга человека.

Нам представлялось, что возникновение медленных волн также отражает состояние «инактивации». Однако, подобные электрографические проявления наблюдались в наших опытах и при биполярной стимуляции, и при микрополяризации подкорковых ядер, которая, по данным многих исследователей, создает в структуре стойкий очаг возбуждения [2, 13, 19]. Русинов [13] считает, что медленные колебания отражают активное физиологическое состояние субстрата. Существуют и другие гипотезы относительно функционального значения медленных волн. Окончательно этот вопрос не решен.

Выводы

1. Двусторонняя анодная поляризация бледного шара (50—250 мкА) и хвостатого ядра (500 мкА — 1 мА) приводит к исчезновению условных пищедобывательных рефлексов в течение 6 ч исследования.
2. Натуральный пищевой рефлекс и оборонительная реакция избегания после двусторонней анодной поляризации бледного шара (50 мкА — 1 мА) сохраняются. У кошек развивается сонливость.
3. Двусторонняя анодная поляризация хвостатого ядра (500 мкА — 1 мА) не оказывает влияния на реакцию избегания. Натуральный пищевой рефлекс исчезает на разные сроки — от 15 мин до 6 ч. При длительном отказе от еды отмечаются различного рода вегетативные расстройства или клонико-тонические судороги всего тела.
4. Изменения электрической активности поляризуемых участков стриопаллидума проявляются в повышении амплитуды и замедлении ритма фоновых колебаний, возникновении высокоамплитудных медленных волн частотой 0,3 — 1,1 Гц или увеличении их отчетливости.

Литература

1. Абуладзе Г. В., Лоскутова Л. В., Ильющенок Р. Ю. Влияние поляризации миндалевидного комплекса на выработку условной оборонительной реакции у крыс. — Журн. высш. нервн. деят., 1976, 26, № 2, с. 418—420.
2. Артюхина Н. И., Рябина М. А. Электронная микроскопия синапсов коры больших полушарий кролика при двигательной доминанте. — В кн.: Электрическая активность

- головного мозга при образовании простых форм временных связей. М.: Наука, 1972, с. 22—39.
3. Бехтерева Н. П., Бондарчук А. Н., Смирнов В. М., Трохачев А. И. Физиология и патофизиология глубоких структур мозга человека.— Л.-М., Медицина, 1967.— 257 с.
 4. Ваколюк Н. И. Участие бледного шара в пищевом рефлексе.— Физиол. журн. АН СССР, 1972, 58, № 10, с. 1579—1585.
 5. Гамбарян Л. С., Саркисян Ж. С., Гарибян Л. А. Условные двигательные пищевые рефлексы у кошек при повреждении бледного шара.— Журн. высш. нервн. деят., 1972, 22, № 3, с. 435—442.
 6. Литвинова А. Н. Зміни деяких рефлексорних реакцій у кішки після двобічного перерізання лентікулярної петлі.— Фізіол. журнал АН УРСР, 1970, 16, № 4, с. 448—455.
 7. Литвинова А. Н., Луханина Е. П. Влияние разрушения хвостатого ядра на пищевые зоны латерального гипоталамуса.— Журн. высш. нервн. деят., 1976, 26, № 2, с. 343—349.
 8. Луханина Е. П., Литвинова А. Н. Исследование паллидофугальных влияний на активность гипоталамуса.— Нейрофизиология, 1974, 6, № 6, с. 592—601.
 9. Олешко Н. Н. Природні та штучні умовні рефлекси у котів до і після двобічного зруйнування хвостатих ядер.— Фізіол. журн. АН УРСР, 1962, 8, № 6, с. 715—722.
 10. Олешко Н. Н. Натуральные и искусственные двигательные пищевые условные рефлексы кошек после двустороннего разрушения бледного шара.— Журн. высш. нервн. деят., 1964, 14, № 5, с. 847—856.
 11. Постолаке Д. П. Влияние поляризации различных уровней зрительного и двигательного анализаторов на инструментальные условные рефлексы у собак.— Журн. высш. нервн. деят., 1977, 27, № 6, с. 974—982.
 12. Романовская Е. А. Влияние повреждения и удаления хвостатых тел на условно-рефлекторную деятельность кроликов и собак.— Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности животных.— М., 1960, с. 289—299.
 13. Русинов В. С. Доминанта. Электрофизиологические исследования. М., Медицина, 1969.— 232 с.
 14. Саркисян Ж. С., Казарян Л. Г., Гарибян А. А., Гамбарян Л. С. Роль паллидума в регуляции корковой активности.— Журн. высш. нервн. деят., 1976, 26, № 2, с. 325—332.
 15. Соколов Е. Н. 1962, Цит. по Гусельникову В. И. «Электрофизиология головного мозга».— М.: Высшая школа, 1976.— 151 с.
 16. Судачков К. В. Изучение восходящих активирующих на кору мозга при голоде с помощью локальной поляризации гипоталамуса.— Физиол. журн. АН СССР, 1963, 49, № 8, с. 901—907.
 17. Суворов Н. Ф., Сидякин В. Г. Двигательные пищевые условные рефлексы и отсроченные реакции у собак после повреждения хвостатых ядер.— Журн. высш. нервн. деят., 1975, 25, № 2, с. 295—302.
 18. Черкес В. А., Луханина Е. П., Литвинова А. Н. О роли трех звеньев паллидарной системы в осуществлении условных рефлексов.— Журн. высш. нервн. деят., 1972, 22, № 6, с. 1142—1148.
 19. Jasio Hori. Prolonged formation of a cortical dominant focus by anodal polarization.— Medical J. Osaka Univer., 1975, 26, N 1—2, p. 27—38.
 20. Kesner R. P. Subcortical mechanisms of audiogenic seizures.— Exp. neurol., 1966, 15, p. 192—205.
 21. Kling A., Toker T. Effects of combined lesions of frontal granular cortex and caudate nucleus of the neonatal monkey.— Brain Res., 1967, N 6, p. 428—439.
 22. Laursen A. M. Conditioned avoidance behavior of cats with lesions in globus pallidus.— Acta physiol. scand., 1963, 57, N 1—2, p. 81—89.
 23. Morgane P. Alterations in feeding and drinking behavior of rats with lesions in globi pallidi.— Amer. J. Physiol., 1961, 201, N 3, p. 420—428.
 24. Walter W. G., Crow H. J. Depth recording from the human brain.— EEG and Clin. neurophysiol., 1964, 16, N 1/2, p. 68—72.

Отдел физиологии подкорковых структур
Института физиологии им. А. А. Богомольца, Киев

Поступила в редакцию
13. I 1978 г.

E. P. Lukhanina, A. N. Litvinova

STUDY OF SOME BEHAVIOURAL AND ELECTROPHYSIOLOGICAL
REACTIONS AFTER FUNCTIONAL ELIMINATION OF STRIATUM
AND PALLIDUM BY THE METHOD OF ANODIC POLARIZATION

Summary

Realization of the natural food reflex, conditioned food-procuring reflex, defence avoidance response were studied in chronic experiments on nine cats as affected by the functional elimination of the globus pallidus and nucleus caudatus. Bilateral anodic polarization of the globus pallidus and nucleus caudatus (the head and body) caused the disappearance of the trained earlier conditioned food-procuring reflex to the sound stimulus for 6h of the studies. After polarization of the globus pallidus the natural food reflex and defence avoidance response persisted. The cats developed sleepiness. Polarization of the nucleus caudatus had no effect on the avoidance response. The natural food reflex disappeared for different time from 15 min to 6h. When recording the electrical activity of the polarized areas an increase in the amplitude and retardation of the background oscillations rhythm and appearance of high-amplitude slow waves of 0.3-1.1 Hz frequency were observed.

Department of Physiology of Subcortical Structures,
A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Academy of
Sciences, Ukrainian SSR, Kiev