

regulation von atmung und
sche der Medulla oblongata
201—220.

tive neurons on the ventral
11, N 1, p. 277—284.

produced from the chemo-
gers. Arch., 1978, 373, N 4,

stimulus response in relation
ephen, S. M. Hiefon a. A.
iovascular systems. Berlin :

strate on the ventral surface
ers Arch., 1973, 339, N 1,

structures in the chemosensi-
oblongata.—Pflügers Arch.,

la oblongata in mammals.
52, 96, N 2, p. 283—343.

from the ventral surface of
7, N 2, S. 189—195.

Поступила 01.02.83

А. И.

ТОНУС.

и взаимосвязи уровней
ивности физиологических

тканей, его нарушении и
е данные о структурно-
изируются представления
онуса сосудов. Представ-
регуляции сосудистого
ации влияния дефицита
ентов сосудистой стенки.
ней.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 612.826:612.014.42

Ю. А. Гончар

РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ МИНДАЛЕВИДНОГО КОМПЛЕКСА КОШКИ НА ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ РАЗДРАЖЕНИЯ

Подкорковая структура конечного мозга — миндалевидный комплекс (МК) — является важным звеном лимбической системы. Установлена роль МК в механизмах регуляции поведенческих, вегетативных и эндокринных реакций, в процессах памяти и формирования мотивационно-эмоциональных состояний [1, 3, 4]. Такое разнообразие функций предполагает поступление в МК разномодальной сенсорной информации. И действительно, в этой структуре регистрируются вызванные потенциалы на соматосенсорные, зрительные, слуховые и обонятельные раздражения [7, 11], а на нейронах обнаружена обширная конвергенция сигналов из разных сенсорных систем [6, 8]. Знание путей, по которым эти сигналы поступают в МК, необходимо для понимания основных механизмов работы не только миндалевидного комплекса, но и всей лимбической системы. В настоящее время можно считать установленными только пути для поступления в МК обонятельных сигналов [4]. Что касается соматосенсорных сигналов, то высказывались мнения, что они проводятся в МК через кору головного мозга [10, 11]. Однако нами показано, что соматосенсорная импульсация от областей морды кошки, иннервируемых системой тройничного нерва, поступает в МК более коротким путем без переключения в коре [2]. Процессы, развивающиеся в нейронах МК при раздражении этого пути не изучены. Практически не исследованы и коротколатентные реакции нейронов МК на периферические раздражения. В настоящей работе на кошках в условиях острого опыта изучали ранние реакции нейронов МК на электрические раздражения подглазничных нервов и кожи подушечек конечностей.

Методика исследований

Опыты проведены на 9 кошках обоего пола массой 2,5—3 кг, наркотизированных внутривенным введением 60 мг/кг хлоралозы и обездвиженных внутривенным введением миорелаксина. Трахеотомия, катетеризация бедренной вены и подготовительные операции на черепе, включая дренирование большой затылочной цистерны проводили после дополнительной инфузионной анестезии мягких тканей 0,5 % раствором новокaina. Для доступа к МК вскрывали контралатеральное полушарие и отсасывали его до уровня бокового желудочка, обнажая дорсальные поверхности гиппокампа, его свода и хвостатого ядра. Стеклообразную направляющую трубочку с заостренным до 200 мкм кончиком вводили по средней линии в свод под углом 43—46° к вертикальной плоскости в направлении МК. Глубину погружения рассчитывали так, чтобы достичь уровня внутренней капсулы. Стеклообразные микроэлектроды сопротивлением 15—60 МОм, заполненные 2,5 М раствором KCl, через направляющую трубочку вводили в области мозга, соответствующие центральному ядру и базолатеральной части МК по атласу Джаспера и Аймон-Марсана. Точность попадания в заданную структуру верифицировали гистологически на фронтальных серийных срезах препарата мозга после каждого опыта. Расчеты поядерной локализации каждого зарегистрированного нейрона МК производили на пятикратно увеличенных фотографиях срезов мозга с микроэлектродными треками. Реакции нейронов в ходе опыта записывали на фотопленку и на магнитограф РМ-4-3. Применяли электрические раздражения контралатерального (КПН) и ипсилатерального (ИПН) подглазничных нервов и кожи подушечек контралатеральных передних (КПЛ) и задней (КЗЛ) лап, прямоугольными одиночными толчками тока длительностью 0,3 мс.

Результаты исследований и их обсуждение

Исследованы реакции 105 нейронов, локализовавшихся в центральном ядре и базолатеральной части МК, на указанные выше периферические раздражения. Регистрировались внеклеточные, полувнутриклеточные и внутриклеточные реакции. Частота спонтанного ритма у подавляющего большинства нейронов не превышала 1 имп/с. Лишь у единичных нервных клеток частота спонтанных разрядов была выше 4 имп/с.

Анализу подвергнуты только возбуждающие реакции нейронов, развивающиеся в первые 140 мс после нанесения раздражения. 73 нейрона (70 %) реагировали по крайней мере на одно из применяемых раздражений. Реакции на раздражение КПН наблюдались у 69 нейронов (66 %), КПЛ — у 43 (41 %), ИПН — у 40 (38 %), КЗЛ — у 27 нейронов (25 %). Только на одно раздражение отвечали 19 нейронов (18 %), причем 17 (16 %) из них реагировали на стимуляцию КПН. 54 (52 %) нейрона возбуждались на два и более раздражений, 23 клетки (22 %) — на все четыре раздражения.

Большинство клеток отвечали на периферическую стимуляцию одним потенциалом действия (ПД) (рис. 1, а), иногда встречались нейроны, реагировавшие на одно из раздражений двумя—четырьмя ПД, а на остальные — одним ПД (рис. 1, б). Значительно реже наблюдались реакции в виде коротких пачечных разрядов, причем

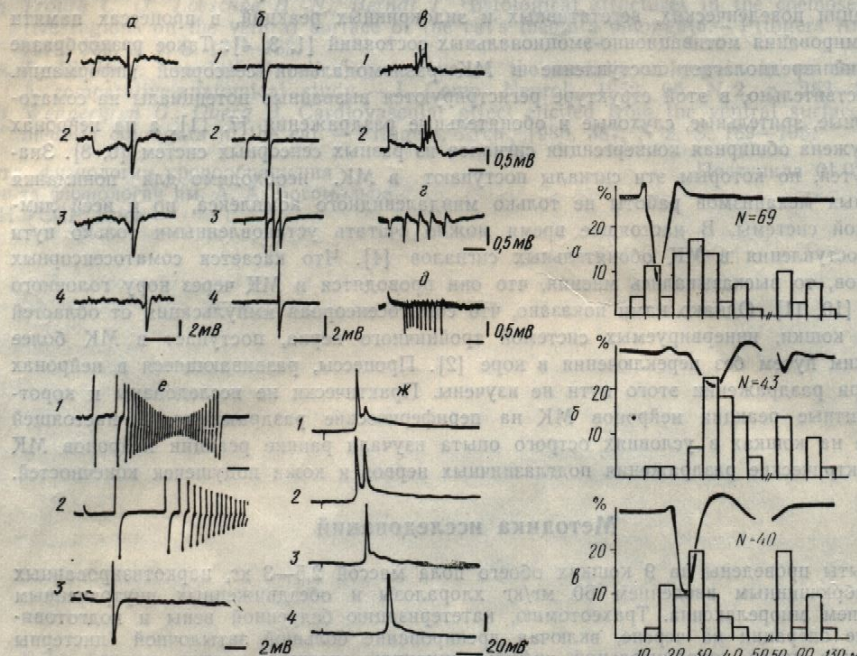


Рис. 1. Реакции нейронов миндалевидного комплекса на периферические раздражения. а — ответы одного нейрона одиночным потенциалом действия на раздражения контралатерального (1), ипсилатерального (2) подглазничного нервов, контралатеральных передней (3) и задней (4) лап; б — ответ смешанного типа; обозначения те же, что и для а; в, г, д — ответы коротким пачечным разрядом; раздражения контралатерального подглазничного нерва (в, г, д) и передней лапы (в, г); е — ответ продолжительной серией разрядов; 1 — общий вид реакции на одиночное раздражение; 2, 3 — последовательно зарегистрированные осциллограммы начальной фазы реакции этого же нейрона на первое и второе раздражения контралатерального подглазничного нерва с частотой 0,1/с; ж — внутриклеточная регистрация; обозначения те же, что и на а. Калибровка горизонтальной развертки для в, г — 50 мс, для всех остальных осциллограмм — 20 мс.

Рис. 2. Гистограммы распределения скрытых периодов возбуждающих реакций нейронов миндалевидного комплекса на периферические раздражения.

а — стимуляция контралатерального подглазничного нерва; б — контралатеральной передней лапы; в — ипсилатерального подглазничного нерва. По вертикали — количество реагировавших нейронов, %; по горизонтали — время в миллисекундах. Над каждой гистограммой приведены усредненные вызванные потенциалы, зарегистрированные в миндалевидном комплексе на соответствующие раздражения. N — количество нейронов.

у таких клеток конвергенция возбуждающих влияний на разные раздражения была менее выраженной, чем у нейронов других типов. Как правило, они реагировали на 1—2 раздражения (рис. 1, а, г, д). Один нейрон в ответ на каждое из наших периферических раздражений отвечал продолжительной серией импульсов (рис. 1, е). Количество ПД в разряде могло достигать семидесяти. Однако такая реакция возникала при частоте стимуляции менее 1 в минуту. При повышении частоты стимуляции нейрон отвечал 1—2 ПД (рис. 1, е, 2, 3).

При внутриклеточной амплитуды ВПСП после (рис. 1, ж). Такая реакция ванных нейронов, отвечающих

Наиболее короткие скрытые периоды на раздражение КПН. На это раздражение отчетливо вторая — от 20 до 35 мс. КПН составляли 7—9 % в диапазоне 30—40 мс. со скрытым периодом меньших периодов ответов нейронах на раздражение в диапазоне 15—20 мс, что гистограммы хорошо коррелируют с удражения, тогда как основывается после окончания осциллограммы в МК.

Ответы нейронов на большими скрытыми периодами имели скрытые периоды в 70 мс. Только у трех нейронов меньше 35 мс.

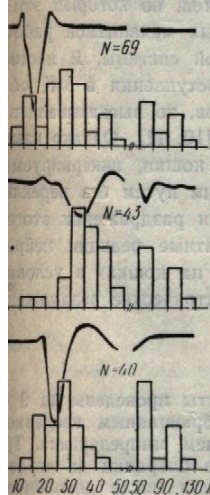
Нашими опытами, как активность первых клеток обращает на себя внимание менее 1 имп/с. У исследуемых влияний от различных рецептивных полей. И точного отведения, выявление деполяризации (м). Если сопоставить это обугнетения вызванных потенциалов раздражения одного из торможение обусловлено пути в МК. В то же время раздражения, для для тормозящих интерпретации в МК торможения, осциллограммы нейронов.

Известно, что стимуляция КПН возбуждает реакции меньше, чем при стимуляции сигнала подглазничного нерва, и комплексом интегративных функций.

1. Гамбарян Л. С., Казлогия. — Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1978. — 10—16.
2. Гончар Ю. А. Вызванные потенциалы на некоторые афферентные раздражения. — Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1981. — 10—16.
3. Ильюченко Р. Ю., Гилекс. — Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1981. — 10—16.
4. Чепурнов С. А., Чепурнов С. А. — Моск. ун-та, 1981. — 2

нейронов, развивающиеся на (70 %) реагировали по-разному на раздражение КПН. ПН — у 40 (38 %), КЗЛ — у 19 нейронов (18 %), И. 54 (52 %) нейрона воз- (22 %) — на все четыре

стимуляцию одним потенциа- лем, реагировавшие на одно- м ПД (рис. 1, б). Зна- чительных разрядов, причем



риферические раздражения. раздражения контралатерального их передней (3) и задней (4) г. д — ответы коротким пачеч- ерва (а, 1, г, д) и передней й вид реакции на одиночное иммы начальной фазы реакции ыного подглазничного нерва с же, что и на а. Калибровка осциллограмм — 20 мс.

будительных реакций ней- ронов на раздражения.

ралатеральной передней лапы; кство реагировавших нейронов, ммой приведены усредненные се на соответствующие раздра-

разные раздражения была ивило, они реагировали на аждое из наших перифери- сов (рис. 1, е). Количество реакция возникала при ча- истоты стимуляции нейрон

При внутриклеточной регистрации обращает на себя внимание медленный спад амплитуды ВПСР после генерации ПД и отсутствие следовой гиперполяризации (рис. 1, ж). Такая реакция наблюдалась у большинства внутриклеточно зарегистриро- ванных нейронов, отвечавших на периферические раздражения одним ПД.

Наиболее короткие скрытые периоды ответов нейронов МК наблюдались в ответ на раздражение КПН. На гистограмме распределения скрытых периодов ответов на это раздражение отчетливо выделяются две моды — одна в пределах 10—15 мс, а вторая — от 20 до 35 мс. Минимальные скрытые периоды ответов на стимуляцию КПН составляли 7—9 мс (рис. 2, а). Ответы на стимуляцию КПН обычно возникали со скрытым периодом не менее 25 мс, с хорошо выраженной модой в диапазоне 30—40 мс. Только две клетки реагировали на это раздражение со скрытым периодом менее 20 мс (рис. 2, б). На гистограмме распределения скры- тых периодов ответов нейронов МК в ответ на стимуляцию ИПН, так же как и в реакциях на раздражение КПН, выделяются две моды, но они более поздние — пер- вая в диапазоне 15—20 мс, вторая — 25—30 мс (рис. 2, в). Необходимо отметить, что гистограммы скрытых периодов ответов нейронов на раздражение КПН и ИПН хорошо коррелируют с усредненными вызванными потенциалами в МК на эти раз- дражения, тогда как основная масса реакций нейронов на стимуляцию КПН начина- ется после окончания основного положительного компонента вызванного потенциала в МК.

Ответы нейронов на раздражение КЗЛ возникали со значительными и вари- абельными скрытыми периодами. Половина отвечавших на стимуляцию КЗЛ нейронов имела скрытые периоды в пределах 35—70 мс, у остальных эта величина была больше 70 мс. Только у трех нейронов скрытые периоды ответов на это раздражение были меньше 35 мс.

Нашими опытами, как и работами других исследователей [3, 6, 9], показано, что активность нервных клеток МК имеет ряд характерных особенностей. Прежде всего обращает на себя внимание низкая частота спонтанной активности нейронов МК — менее 1 имп/с. У исследуемых нейронов хорошо выражена конвергенция возбуждаю- щих влияний от различных участков тела, что, возможно, обусловлено их обширными рецептивными полями. Исследование нейронов МК, выполненное методом внутрикле- точного отведения, выявило, что после генерации ПД наблюдается постепенное умень- шение деполаризации (медленный спад ВПСР), без следовой гиперполяризации [9]. Если сопоставить это обстоятельство с установленными ранее фактами длительного угнетения вызванных потенциалов [2] и активности отдельных нейронов МК после раздражения одного из афферентных входов [5], то можно предположить, что это торможение обусловлено главным образом блокированием афферентного потока на пути в МК. В то же время наличие в МК нейронов, генерирующих на все перифери- ческие раздражения, длительные серии импульсов, подобные тем, которые характерны для тормозящих интернейронов, косвенно указывает на возможность существования в МК торможения, осуществляющегося при участии собственных тормозящих интер- нейронов.

Известно, что стимуляция КПН является эффективным раздражением для вызо- ва нейронных реакций в МК [4, 11]. В данной работе показано, что в ответ на сти- муляцию КПН возбуждается еще большее число нейронов МК, а скрытый период их реакций меньше, чем при раздражении КПН. По-видимому, имеющие важное биоло- гическое значение сигналы от вибрисс, которые проходят часть пути до МК в составе подглазничного нерва, играют большую роль в осуществлении миндалевидным ком- плексом интегративных функций.

Список литературы

1. Гамбарян Л. С., Казарян Г. М., Гарибян А. А. Амигдала. Морфология и физио- логия. — Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1981. — 147 с.
2. Гончар Ю. А. Вызванные потенциалы в миндалевидном комплексе кошек в ответ на некоторые афферентные раздражения. — Физиол. журн., 1983, 29, № 1, с. 10—16.
3. Ильюченко Р. Ю., Гилинский М. А., Лоскутова Л. В. и др. Миндалевидный комп- лекс. — Новосибирск: Наука, 1981. — 227 с.
4. Чепурнов С. А., Чепурнова Н. Е. Миндалевидный комплекс мозга. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. — 256 с.