

R. I. Vaida, I. E. Gerasimyuk, A. R. Vaida

Experimental resection of 33-75 % of pulmonary tissue in 107 dogs has revealed that pneumonectomy is accompanied by severe disturbances in the myocardial microcirculatory bed. Shortly after the operation an increase in the number of capillaries per area unit and dilatation of their lumens occur. With prolongation of the postoperative period the myocardial hypertrophy leads to a decrease of the capillary density and to an increase of the cardiomyocyte area per every capillary. In addition, destructive changes are observed in the capillary walls. Changes in the microcirculatory bed induce myocardial dystrophy and development of the heart failure.

Medical Institute,
Ministry of Public Health of the Ukrainian SSR, Ternopol

1. Джавахишвили М. А., Комахидзе М. Э. Сосуды сердца.— М.: Наука, 1967.— 356 с.
2. Ефимов Г. А. Гипертрофия правого сердца после резекции легких в эксперименте // Груд. хирургия.— 1975.— № 2.— С. 109—111.
3. Комадел Л., Барта Э., Кованец М. Физиологическое увеличение сердца.— Братислава: Изд-во словац. Акад. наук, 1968.— 286 с.
4. Куприянов В. В., Караганов Я. Л., Козлов В. И. Микроциркуляторное русло.— М.: Медицина, 1975.— 306 с.
5. Русанов Г. А., Хазанов А. Т., Лойко И. К. Клинико-морфологические изменения в легких при экспериментальной гипертонии в малом круге кровообращения // Вестн. хирургии.— 1967.— 98, вып. 6.— С. 45—51.
6. Саркисов Д. С. Очерки по структурным основам гомеостаза.— М.: Медицина, 1977.— 345 с.
7. Струков А. И. Функциональные структуры микроциркуляции и их роль в патологии // Кардиология.— 1975.— 15, № 6.— С. 5—11.
8. Чернух А. М., Александров П. Н., Алексеев О. В. Микроциркуляция.— М.: Медицина, 1975.— 456 с.
9. Adomian G. E. Significance of the multiple intercalated disc in the hypertrophied canine heart // J. Mol. and Cell. Cardiol.— 1974.— 6, N 2.— P. 105—109.

Тернополь. мед. ин-т
М-ва здравоохранения УССР

Поступила 25.11.86

УДК 612.826.5:612.821.7

Динамика нейронной активности латерального ядра септума в цикле бодрствование — сон

Ш. Д. Манджавидзе, Т. Н. Ониани, Л. Б. Гветадзе

Септум — важное релейное звено лимбической системы, посредством которого структуры различного уровня данной системы осуществляют двустороннюю связь между собой и с низлежащими отделами мозга. Несмотря на относительно однородную citoархитектонику, септум делится на четыре части: медиальную, латеральную, вентральную и дорзальную [11].

Изучение динамики нейронной активности септума в цикле бодрствование — сон (Б—С) заслуживает внимания по нескольким обстоятельствам: во-первых, показано, что септум играет определенную роль в регуляции медленноволновой фазы сна (МС) [4, 16]; во-вторых, септум участвует в организации некоторых видов мотивационно-эмоциональных реакций [11]; в-третьих, септум играет чрезвычайно важную роль в формировании электрической активности ростральных структур лимбической системы (архипалеокортекса), в частности он является ритмоводителем тета-ритма в этих структурах [6, 9]. Как известно,

этот ритм коррелирует с ванием и парадоксальном покампе от ритмических нейронов медиального ядра. Видимо, этим объясняются ронов латерального ядра следователей. А между тем играть важную роль в орно и всей лимбической системы включение нисходящих путей ЛЯС. Посредством этих ствлять свое влияние на и тем самым участвовать в ную область септума постмы [17, 19]. В свою очередь нисходящую часть медиальной Исходя из вышесказанного мику нейронной активности ла Б — С.

Методика

Опыты проведены на 10 белых крысах. Просверливали трепанационный манипулятор. Центр и соавт. [8] (рис. 1, А). В отверстие «колодцы» из плексигласа, раничения пульсации на дне «колодцы» различных фаз и стадий цикла электрогиппокампа- и электрооку.

Микроэлектроды из вольфрама затачивали в 6 %-ном растворе по всей поверхности, за исключением (АК-113). Сопротивление электроды погружали в мозг с помощью микроманипулятора перемещал электрод.

Отведенные внеклеточно потенциалы подавали на усилители двойного производили на фотопленке амплитудного дискриминированной. Запись на магнитной пленке Многоканальный дискриминатор ронов в случае мультинейронной ко одного нейрона, имевшего на гистограмм обрабатывали активные лямых дискриминатором. Во избрана с наиболее низкой амплитудой микроэлектрод пропускали постоянно фиксировали в 10 %-ном растворе цию его кончика определяли на основании результаты обрабатывали статистические отклонения и достоверности

Результаты

По характеру динамики активности 45 нейронов, зарегистрированных нейроны ЛЯС можно разделить были отнесены те нейроны, казывали во время МС по ронов было большинство

этот ритм коррелирует с эмоциональным напряжением при бодрствовании и парадоксальном сне (ПС) [3]. Зависимость тета-волны в гиппокампе от ритмических разрядов нейронов септума выявлена для нейронов медиального ядра септума, но не нейронов латерального ядра. Видимо, этим объясняется тот факт, что динамика активности нейронов латерального ядра в цикле Б — С не привлекала внимания исследователей. А между тем латеральное ядро септума (ЛЯС) должно играть важную роль в организации не только септо-гиппокампальной, но и всей лимбической системы. На это указывает тот факт, что переключение нисходящих путей гиппокампа происходит именно на уровне ЛЯС. Посредством этих связей архипалеокортекс должен осуществлять свое влияние на мотивационно-эмоциогенные структуры мозга и тем самым участвовать в регуляции цикла Б — С. Кроме того, в данную область септума поступает иннервация дофаминэргической системы [17, 19]. В свою очередь от ЛЯС начинаются волокна, формирующие нисходящую часть медиального переднемозгового пучка [1, 13, 18].

Исходя из вышесказанного, мы задались целью исследовать динамику нейронной активности ЛЯС в различные фазы и стадии цикла Б — С.

Методика

Опыты проведены на 10 белых крысах. Под гексанальным наркозом (100 мл/кг) в черепе просверливали трепанационное отверстие и монтировали в нем механический миниатюрный манипулятор. Центр для отверстий на черепе определяли по атласу Буреша и соавт. [8] (рис. 1, А). В отверстие вставляли и укрепляли норакрилом цилиндрические «колодцы» из плексигласа, имеющие резьбу на внутренней поверхности. Для ограничения пульсации на дне «колодца» натягивали пленку парафильма. Идентификацию различных фаз и стадий цикла Б — С производили регистрацией электроэнцефалограмм, электрогиппокампо- и электроокулограмм.

Микроэлектроды из вольфрамовой проволоки диаметром 200—250 мкм электрически заточивали в 6 %-ном растворе NaOH (сила тока — 0,1—0,2 А). Затем электроды по всей поверхности, за исключением кончика, изолировали специальным лаком (АК-113). Сопротивление электродов составляло примерно 5—10 МОм. Микроэлектроды погружали в мозг с помощью манипулятора, завинченного в «колодец». Один шаг микроманипулятора перемещал электрод на 50 мкм.

Отведенные внеклеточно потенциалы действия нейронов через катодный повторитель подавали на усилители двухлучевого осциллографа. Регистрацию разрядов нейронов производили на фотопленке с экрана осциллографа, на магнитной пленке и (помощью амплитудного дискриминирования) на бумаге параллельно с электроэнцефалограммой. Запись на магнитной пленке обрабатывали с помощью микро-ЭВМ «Анонс-101». Многоканальный дискриминатор давал возможность выделить один или несколько нейронов в случае мультинейронной регистрации. На бумаге записывали активность только одного нейрона, имевшего наиболее высокoамплитудные пики, а при составлении гистограмм обрабатывали активность всех нейронов (каждого в отдельности), выделяемых дискриминатором. Во избежание ошибок, вносимых шумом, активность нейронов с наиболее низкой амплитудой пиков не анализировали. По окончании опытов через микроэлектрод пропускали постоянный ток (2 мА, 60 с), животных забивали, а мозг фиксировали в 10 %-ном растворе формалина. Ход микроэлектрода и конечную позицию его кончика определяли на серийных фронтальных срезах толщиной 20 мкм. Результаты обрабатывали статистически. Рассчитывали средние значения, их стандартные отклонения и достоверность наблюдаемых изменений по критерию t Стьюдента.

Результаты

По характеру динамики активности в цикле Б — С (анализу подвергали 45 нейронов, зарегистрированных в двух или более циклах Б — С) нейроны ЛЯС можно разделить на два основных типа. К первому типу были отнесены те нейроны, которые наивысшую частоту разрядов показывали во время МС по сравнению с бодрствованием и ПС. Таких нейронов было большинство и они составляли 61 % всех зарегистри-

рованных клеток (рис. 1, Б). Ко второму типу были отнесены нейроны, которые проявляли наивысшую активность во время эмоционального бодрствования (ЭБ) и ПС. Они составляли 39 %.

Нейроны первого типа, несмотря на однонаправленность динамики активности в цикле Б—С, отличались по частоте и узору разрядов. Некоторые характеризовались довольно высоким и регулярным ритмом

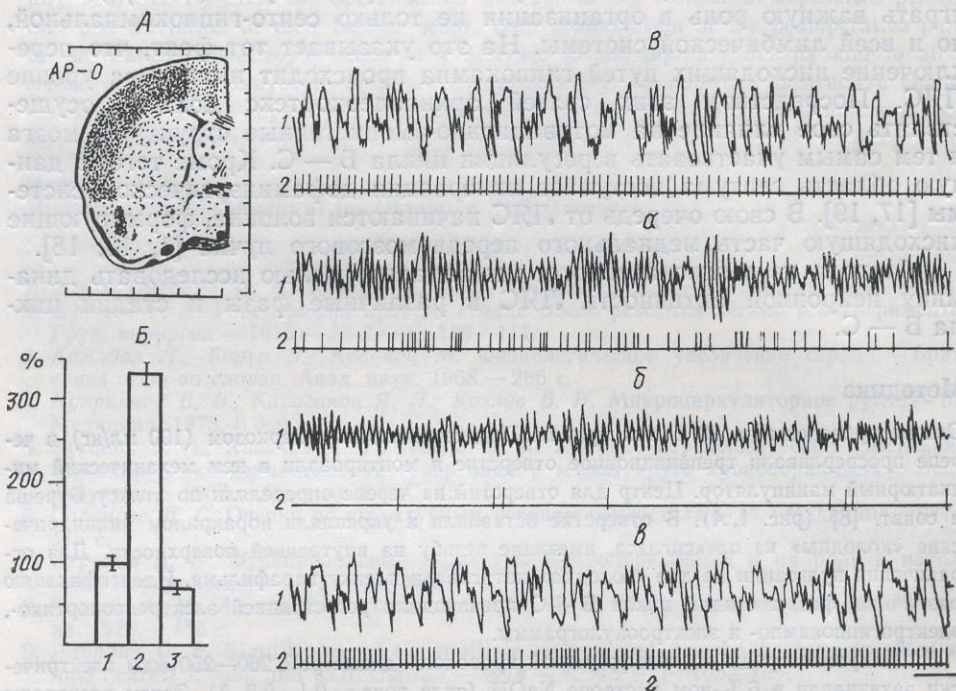


Рис. 1. Динамика активности нейронов латерального ядра септума в цикле бодрствование — сон:

А — фронтальный срез мозга крысы на уровне латерального ядра септума по атласу Буреша и соавт. [8] (черные точки — места отведения нейронов различного типа); Б — результаты статистической обработки (1 — эмоциональное бодрствование, 2 — медленноволновой сон, 3 — парадоксальный сон; за 100 % принята средняя частота активности нейронов во время эмоционального бодрствования; разница между 2 и 1, 3 достоверна, $P < 0,001$); В — сопоставление изменений электрогиппокампограммы (1) и активности (2) нейронов первого типа (а, 2 — медленный сон, б — переход медленного сна в парадоксальный, в — парадоксальный сон; калибровка — 100 мкВ, 1 с).

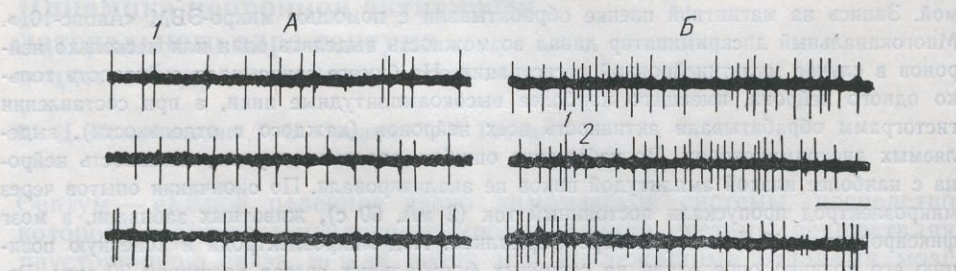


Рис. 2. Динамика активности нейронов первого типа латерального ядра септума на фоне десинхронизации (А) и синхронизации (Б) ЭЭГ:

1, 2 — нейроны с разными амплитудами пиковых разрядов; калибровка — 100 мс.

разрядов во время МС. Данные нейроны на стадии перехода из МС в ПС почти не уменьшали частоту, хотя наблюдалось некоторое нарушение регулярного узора разрядов. С развитием ЭЭГ и поведенческой картины ПС активность резко уменьшалась, а с окончанием ПС и развитием МС частота и регулярность нейронных разрядов восстанавливалась (рис. 1, В). При бодрствовании так же как и при ПС наблюдалось уменьшение импульсной активности. Среди нейронов пер-

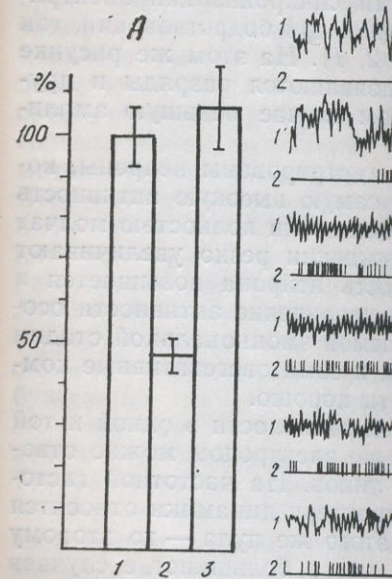


Рис. 3. Динамика активности нейронов в бодрствование — сон:

А — результаты статистической обработки изменений электрогиппокампограммы (1) и активности (2) нейронов первого типа в парадоксальном сне; калибровка — 100 мс.

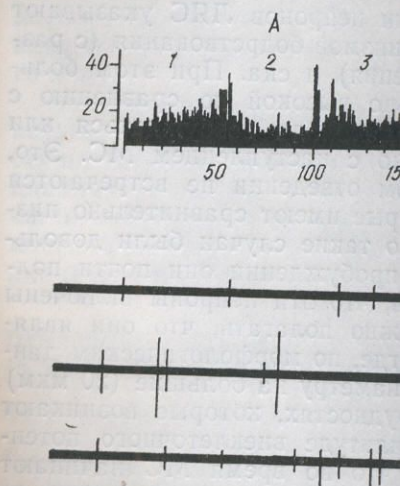


Рис. 4. Динамика мультинейронной активности в бодрствование — сон:

А — частотограмма фоновой импульсной активности первого типа (по оси абсцисс — время); Б — электрогиппокампограмма нейронной активности (а — эмоциональное бодрствование, б — медленный сон, в — парадоксальный сон; калибровка — 100 мс). Осталь-

ного типа встречались и такие нейроны более низкой частоты разрядов. Они почти полностью исчезают на стадии перехода от МС к ПС.

Интересно отметить, что в разные периоды разрядов в различных фазах за счет урежения или учащения

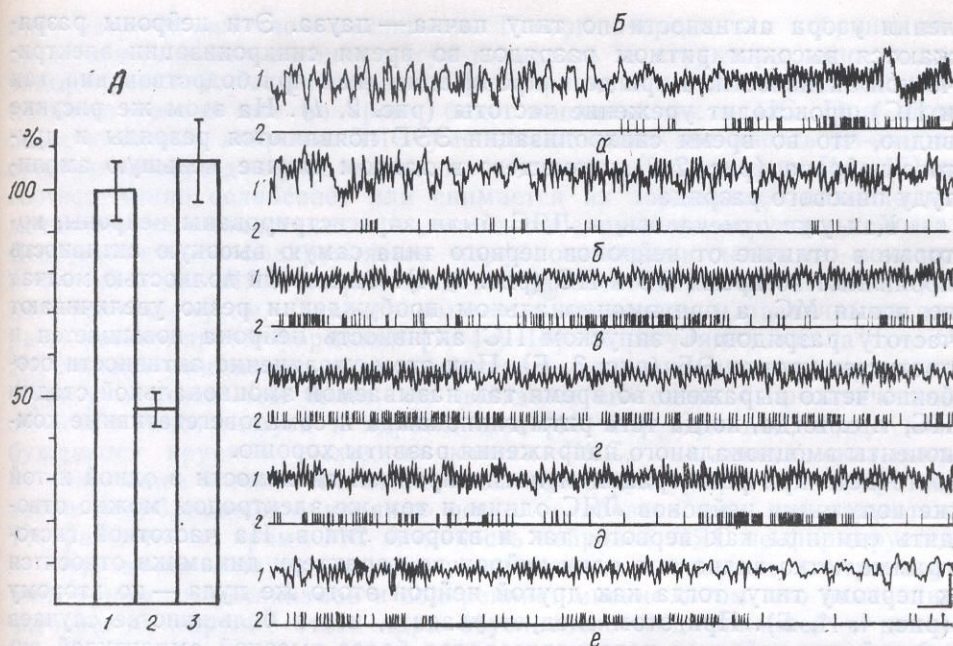


Рис. 3. Динамика активности нейронов второго типа латерального ядра септума в цикле бодрствование — сон:

А — результаты статистической обработки (1, 2, 3 — то же, что на рис. 1); Б — сопоставление изменений электрогиппокампограммы (1) и активности (2) нейронов (а — эмоциональное пробуждение, б — переход медленного сна в парадоксальный, в, г, д — парадоксальный сон, е — выход из парадоксального сна; калибровка — 100 мкВ, 1 с).

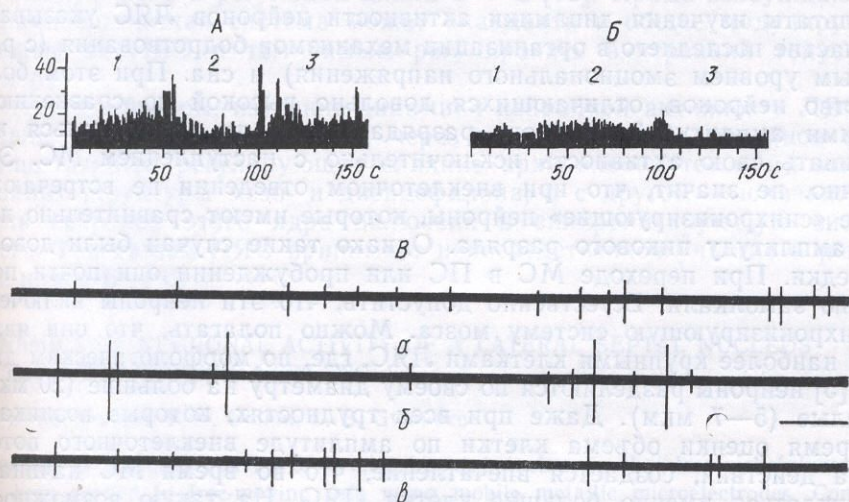


Рис. 4. Динамика мультинейронной активности латерального ядра септума в цикле бодрствование — сон:

А — частотограмма фоновой импульсной активности нейрона второго типа; Б — то же для нейрона первого типа (по оси абсцисс — время, по оси ординат — число импульсов за 1 с); В — осциллограмма нейронной активности (а — эмоциональное бодрствование, б — медленный, в — парадоксальный сон; калибровка — 100 мс). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

вого типа встречались и такие, которые отличались от вышеописанных нейронов более низкой частотой разрядов и нерегулярным узором разрядов. Они почти полностью тормозились не только при ПС, но и на стадии перехода от МС к ПС.

Интересно отметить, что в ЛЯС уменьшение или увеличение частоты разрядов в различных физиологических состояниях происходило за счет урежения или учащения пиковых разрядов, а не из-за появ-

ления узора активности по типу пачка — пауза. Эти нейроны разряжаются высоким ритмом разрядов во время синхронизации электрической активности, а при десинхронизации (как при бодрствовании, так и ПС) происходит урежение частоты (рис. 2, 1). На этом же рисунке видно, что во время синхронизации ЭЭГ появляются разряды и другого нейрона (рис. 2, 2), имеющего в данном случае меньшую амплитуду пикового разряда.

Как уже отмечалось, в ЛЯС были зарегистрированы нейроны, которые в отличие от нейронов первого типа самую высокую активность проявляют во время ЭБ и ПС (рис. 3, А). Они почти полностью молчат во время МС, а при эмоциональном пробуждении резко увеличивают частоту разрядов. С запуском ПС активность нейрона повышается и достигает уровня ЭБ (рис. 3, Б). При этом увеличение активности особенно четко выражено во время так называемой эмоциональной стадии ПС, т. е. тогда, когда тета-ритм гиппокампа и соматовегетативные компоненты эмоционального напряжения развиты хорошо.

Часто при регистрации мультинейронной активности в одной и той же популяции нейронов ЛЯС одним и тем же электродом можно отводить единицы как первого, так и второго типов. На частотной гистограмме четко видно, что один нейрон по характеру динамики относится к первому типу, тогда как другой нейрон этого же пула — ко второму (рис. 4, А, Б). При этом следует указать, что в большинстве случаев первый тип нейронов характеризовался более высокой амплитудой пикового разряда по сравнению с нейронами другого типа. В регистрируемой популяции вышеописанный нейрон разряжался исключительно при развитии ЭЭГ-картины МС (рис. 4, В).

Обсуждение

Результаты изучения динамики активности нейронов ЛЯС указывают на участие последнего в организации механизмов бодрствования (с различным уровнем эмоционального напряжения) и сна. При этом большинство нейронов, отличающихся довольно высокой по сравнению с другими амплитудой пикового разряда, начинали возбуждаться или усиливать свою активность исключительно с наступлением МС. Это, конечно, не значит, что при внеклеточном отведении не встречаются такие «синхронизирующие» нейроны, которые имеют сравнительно низкую амплитуду пикового разряда. Однако такие случаи были довольно редки. При переходе МС в ПС или пробуждении они почти полностью замолкали. Естественно допустить, что эти нейроны включены в синхронизирующую систему мозга. Можно полагать, что они являются наиболее крупными клетками ЛЯС, где, по морфологическим данным [5] нейроны разделяются по своему диаметру на большие (20 мкм) и малые (5—7 мкм). Даже при всех трудностях, которые возникают во время оценки объема клетки по амплитуде внеклеточного потенциала действия, создается впечатление, что во время МС начинают возбуждаться именно большие клетки ЛЯС. На такую возможность указывают и некоторые исследования [2, 7, 10], в которых показана зависимость амплитуды пикового разряда от размера клетки в условиях внеклеточного отведения. Видимо эти нейроны имеют длинный выходной аксон, и своей активностью могут влиять на структуры мез- и диэнцефалона, участвующих в регуляции цикла Б — С.

При интерпретации вышеописанных результатов естественно возникает вопрос: каким образом нейроны ЛЯС включены в те сложные клеточные сети, которые ответственны за регуляцию той или иной фазы цикла Б — С. Как известно, через латеральный сеπτум ростральные лимбические структуры могут оказывать тормозящее влияние на некоторые мотивационно-эмоциональные реакции [11]. Исходя из этого, можно полагать, что пирамидные клетки гиппокампа, которые активируются при МС [14, 15], возбуждающе влияют на крупные выходные клетки ЛЯС, в результате чего последние либо начинают разряжаться,

либо увеличивают свою активность посредством длинных аксонов диэнцефалона, которые участвуют на уровне как во время вышеуказанных нейронных ЛЯС, так и в отсутствие возбуждающего воздействия соответственно ослабевают мотивационно-эмоциональные. Вышеизложенное подкрепляется данными о связи ЛЯС с гипоталамусом, центрами ретикулярной формации ЛЯС может участвовать и в структуре мозга, тем более областью гипоталамуса и возбуждаются крупные выходные активирующее влияние на вании и ПС подобное влияние. Тот факт, что во время МС по типу пачка — пауза, до тех пор тормозных механизмов активности нейронов этого Б — С активности пирамидной системы вообще и гиппокампа.

Определенный интерес представляют данные, что активируются на фоне ЭБ и МС, жить, что это именно те клетки, которые являются частью системы, играющей важную роль в регуляции дофаминергической системы, влияющие на ЛЯС и тем самым на работу ядра.

Таким образом, изучение ЛЯС показало, что, с одной стороны, осуществляется регулирование активности структур мезо- и диэнцефалона, а с другой — часть нейронов этого ядра мозга. Тем самым ЛЯС представляет собой важный элемент цикла Б — С.

DYNAMICS OF NEURONAL ACTIVITY IN THE SLEEP-WAKEFULNESS CYCLE

Sh. D. Manjavidze, T. N. Oniani, I. S. Beritashvili

Dynamics of neuronal activity of the lateral hypothalamus has been studied in free-moving rats by means of microelectrode analysis and statistical processing of the data. It was found that 61% of the neurons were active during paradoxical sleep (wave sleep) as compared to emotionally aroused state (wakefulness). A small number of neurons (10%) were active during wakefulness and paradoxical sleep. The involvement of the lateral hypothalamus in the mechanisms of the sleep-wakefulness cycle is discussed.

I. S. Beritashvili Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences of the Georgian SSR

1. Бамбиндра В. П., Грачев И. В. Активность нейронов гиппокампа и ее связь с циклом сна и бодрствования. № 5. — С. 427—434.
2. Гасанов У. Г. Мультинейронная активность в пещи физиол. наук. — 1981. — 1

либо увеличивают свою активность. В свою очередь, эти нейроны посредством длинных аксонов могут тормозить те структуры мезо- и диэнцефалона, которые участвуют в формировании мотивационно-эмоционального уровня как во время бодрствования, так и ПС. При этом вышеуказанные нейроны ЛЯС уменьшают свою активность из-за отсутствия возбуждающего влияния со стороны гиппокампа [14, 15] и соответственно ослабевает или снимается их тормозящее влияние на мотивационно-эмоциональные и десинхронизирующие структуры мозга. Вышеизложенное подкрепляется морфологическими данными, показывающими связи ЛЯС посредством медиального переднемозгового пучка с гипоталамусом, центральным серым веществом и различными ядрами ретикулярной формации [1, 13, 18]. В регуляции цикла Б — С ЛЯС может участвовать и другим путем — влияя на синхронизирующие структуры мозга, тем более, что показаны его связи с преоптической областью гипоталамуса и ядрами шва [13, 18]. При МС, когда возбуждаются крупные выходные клетки ЛЯС, они могут оказывать активирующее влияние на вышеуказанные структуры, а при бодрствовании и ПС подобное влияние резко ослабевает или прекращается. Тот факт, что во время МС активность нейронов ЛЯС не формируется по типу пачка — пауза, должен указывать на отсутствие внутриядерных тормозных механизмов и подкрепляет мнение о том, что изменение активности нейронов этого ядра обусловлено модификацией в цикле Б — С активности пирамидных клеток ростральных структур лимбической системы вообще и гиппокампа в частности.

Определенный интерес заслуживают и те нейроны ЛЯС, которые активируются на фоне ЭБ и ПС по сравнению с МС. Можно предположить, что это именно те клетки, которые связаны с дофаминергической системой, играющей наряду с другими моноаминергическими системами важную роль в регуляции цикла Б — С [12]. Кроме возбуждающего дофаминергическая система может оказывать и общее модулирующее влияние на ЛЯС и тем самым регулировать внутренний тонус этого ядра.

Таким образом, изучение динамики нейронной активности ЛЯС показало, что, с одной стороны, через него, как через релейное звено осуществляется регулирующее влияние архипалеокортекса на мотивационные структуры мезо- и диэнцефалона, а с другой — показано, что часть нейронов этого ядра включена в синхронизирующую систему мозга. Тем самым ЛЯС принимает непосредственное участие в регуляции цикла Б — С.

DYNAMICS OF NEURONAL ACTIVITY OF A LATERAL SEPTAL NUCLEUS IN THE SLEEP-WAKEFULNESS CYCLE

Sh. D. Manjavidze, T. N. Oniani, L. B. Gvetadze

Dynamics of neuronal activity of a lateral septal nucleus in the sleep-wakefulness cycle has been studied in free-moving rats using mobile metallic microelectrodes. Computer analysis and statistical processing of the data have shown that the majority of neurons (61 %) in the above-mentioned nucleus are generated with high frequencies during slow wave sleep as compared to emotional wakefulness and paradoxical sleep. The comparatively small number of neurons (39 %) manifests the highest activity during emotional wakefulness and paradoxical sleep and the frequency of discharges decreases during slow wave sleep. The involvement of the lateral septal nucleus in the neurophysiological mechanisms of the sleep-wakefulness cycle is discussed.

I. S. Beritashvili Institute of Physiology,
Academy of Sciences of the Georgian SSR, Tbilisi

1. Бамбиндра В. П., Грачев И. И., Чернышева М. П. Морфофункциональные взаимоотношения гиппокампа и гипоталамуса у крыс // *Нейрофизиология*. — 1979, 11, № 5. — С. 427—434.
2. Гасанов У. Г. Мультинейронный анализ системной функции корковых клеток // *Успехи физиол. наук*. — 1981. — 12, № 3. — С. 62—85.