

Зміни первинної відповіді слухової зони кори головного мозку і тимчасові зв'язки

Повідомлення I

В. А. Гмиря-Нові

Лабораторія вищої нервової діяльності Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця
Академії наук УРСР, Київ

У відповідь на подразнення будь-якої ділянки специфічного чутливого шляху адекватним подразником у проекційній зоні кори головного мозку виникає електрична реакція, яку можна зареєструвати з поверхні кори у вигляді позитивного і наступного негативного коливання електричного потенціалу — «первинна відповідь».

Позитивне коливання виникає з латентним періодом у 8—15 мсек, мінімальна тривалість цього коливання становить 10 мсек, амплітуда — в межах 100—200 мкв. Слідом за позитивним може йти негативне коливання і далі послідовний ритмічний розряд.

Позитивний потенціал є результатом місцевого, що не поширюється, збудження нервових елементів IV і III шарів, яке виникає під впливом аферентних імпульсів.

Висловлено припущення, що місцеве збудження переростає в розряд значної кількості нейронів IV і III шарів і в зв'язку з цим виникають додаткові компоненти — негативне коливання і зміна «спонтанної електричної активності» (Ройтбак).

Анохін на підставі дослідження первинних відповідей у постнатальному онтогенезі вважає, що позитивна і негативна хвилі первинної відповіді мають різну природу виникнення.

У тварин під наркозом первинна відповідь повторюється з постійністю і, записуючи її при подразнюванні специфічних рецепторів, можна простежити їх представництво в корі головного мозку (Альб-Фессар, Черніговський, Куланда, Граніт, Верзілова та ін.). Дослідження на тваринах під наркозом показують, що в проекційній ділянці кори головного мозку є місця чітко виявленої первинної відповіді з коротким латентним періодом, місця, де латентний період первинної відповіді значно подовжений (Бремер, Боне), а також місця, з яких первинна відповідь записується тільки після попередньої стрихнізації (Альб-Фессар).

Нарікашвілі відзначає, що первинні відповіді за конфігурацією, тривалістю латентного періоду, амплітудою і стійкістю до повторних подразнень різні в межах проекційної ділянки і залежать від місця відведення потенціалу.

У тварин у будь-якому стані первинна відповідь має менш постійний характер, а біоелектрична реакція більш складна (Гершуні і Тонких, Артем'єв) і, досліджуючи її, можна простежити залежність

первинної відповіді від функціонального стану кори головного мозку (Ройтбак, Артем'єв, Нарікашвілі, Морел та ін.).

Вивчаючи первинну відповідь у собаки при зміні функціонального стану кори головного мозку в зв'язку з м'язовим напруженням, ми натрапили на факт взаємовпливу двох осередків збудження, який може лежати в основі замикання тимчасового зв'язку. Розв'язанню цього питання і присвячена дана робота.

Методика досліджень

Спостереження проведені на собаках в хронічному досліді. Для запису біоелектричних потенціалів собакам за способом Лур'є і Трофімова вживляли електроди до *lamina vitrea* в слухову і суміжні ділянки. Точне розташування електродів не встановлено тому, що собаки тепер ще перебувають в експерименті. Відведення потенціалів — уніполярне, активний електрод — у слуховій ділянці. Запис потенціалів провадили на шлейфному осцилографі МПО-2. Застосовували підсилювачі змінного струму, виготовлені експериментальними майстернями Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця АН УРСР.

Собака знаходилася в екранованій і частково звуконепроникній камері. Досліджували електричну реакцію слухової ділянки кори при подразнюванні звуком від звукового генератора (на виході — динамік). Застосовували звук 220 *гц*, 57 *дб*; 500 *гц*, 54 *дб* і 2200 *гц*, 45 *дб*.

Крім цього, як подразник застосовували звуковий поштовх від релаксаційного генератора (на виході — динамік). Інтенсивність поштовху — 60 *дб*.

Визначали характер електричної реакції на кожний окремий подразник. Далі подразники застосовували в певній послідовності. З цією метою був використаний моторчик Уорена, який спочатку замикав контакти на запис ЕКГ, потім включали звук 220 *гц* і через 0,7 сек. від початку його звучання підключали звуковий поштовх. Через 2—3 сек. звук 220 *гц* виключали і запис ЕКГ припиняли. Подразнювання звуковим поштовхом, за бажанням можна було не провадити. Замість звуку 220 *гц* можна було підключати 500 або 2200 *гц*. Ці подразники ніколи не поєднували із звуковим поштовхом.

Досліди провадили день у день, по можливості, в сталих умовах. Спостереження провадили на трьох собаках, які вже перед цим були використані в дослідях, поставлених з метою вивчення первинної відповіді на звуковий поштовх при м'язовому напруженні. Крім того, на одній із собак (Білолапка) перед даною серією спостережень виробляли умовний слідовий рефлекс.

В цій роботі підсумовані результати 150 дослідів на тваринах, що були в бадьорому стані.

Результати досліджень

Електрична реакція кори головного мозку у вигляді первинної відповіді на звуковий поштовх у перших дослідях може бути зареєстрована не на кожне подразнення. Регулярне проведення дослідів приводить до більш чіткого виявлення первинної відповіді.

У собаки Черниша первинну відповідь записували з перших дослідів, і в дальшому на протязі багатьох експериментальних днів вона виявлялась майже в 100% подразнень.

У Білолапки первинна відповідь почала більш постійно виявлятися після тривалої роботи з собакою, але навіть при регулярному проведенні дослідів первинна відповідь реєструвалась у 80—100% подразнень. Пізніше цю собаку протягом двох місяців використовували для утворення слідових рефлексів.

Коли ж знову почали вивчати первинну відповідь на звуковий поштовх, то спочатку регулярність первинної відповіді знизилась до 30—40% і лише згодом при систематичній роботі з твариною підвищилась до 80%.

У Ласки звуковий поштовх спочатку не викликав первинної відповіді; вона виявлялась тільки при одночасному подразнюванні звуковим поштовхом і спалахом світла, а після деякої кількості одночасного застосування цих подразників почала реєструватися і окремо на звуковий поштовх, проявляючись у 70—80% усіх подразнень.

Характер первинної відповіді кожного собаки відрізнявся різною тривалістю латентного періоду, формою первинної відповіді і наступними змінами електрокортикограми (ЕКГ), але у одного і того ж собаки при збереженні сталих умов дослідів тривалість прихованого періоду

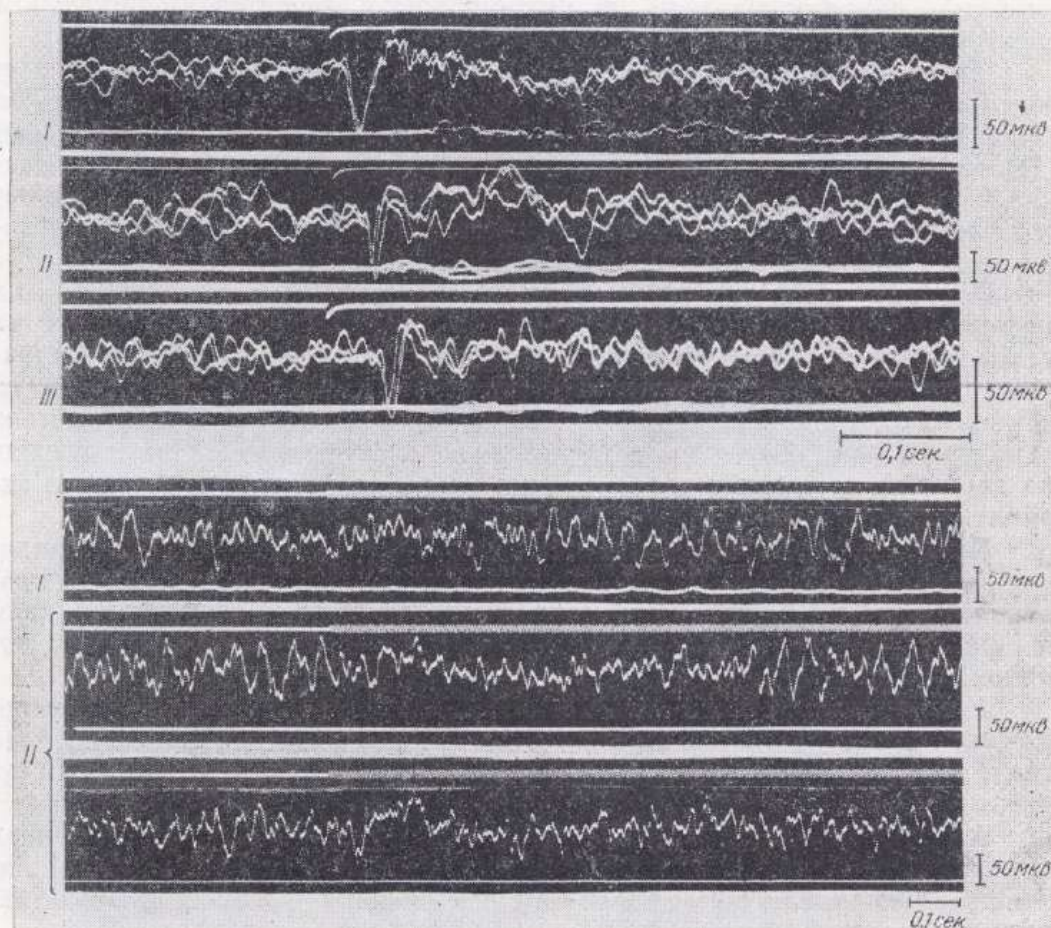


Рис. 1. Записи ЕКГ у собак:

I — Черниша, II — Білолапки і III — Ласки при подразнюванні звуковим поштовхом 60 дБ (верхні три записи) і при подразнюванні звуком 220 гц 57 дБ (нижні записи). Позначення кривих (зверху донизу): відмітка подразнення; ЕКГ слухової ділянки; рухової реакції.

майже не змінювалась, а форма первинної відповіді змінювалась в незначних межах. Тому в ряді випадків для обліку, а також наочності ми в межах одного дослідів фотографували ЕКГ, накладені одна на одну.

На рис. 1 кожний з трьох верхніх записів відображає кілька накладених одна на одну ЕКГ, взятих з одного дослідів.

У собаки Черниша (I) первинна відповідь на звуковий поштовх з'являється після латентного періоду в 12 мсек, тривалість позитивного коливання становить близько 18 мсек; слідом за позитивним настає негативне коливання і трохи почащена ЕКГ. У Білолапки (II) латентний період позитивного коливання становив 24 мсек, а його тривалість — 10 мсек, далі наставало негативне коливання (20—30 мсек) і деяка синхронізація ЕКГ. У собаки Ласки позитивне коливання виникає після латентного періоду в 40 мсек, тривалість цього коливання становить близько 15 мсек.

Електрична реакція слухової ділянки кори головного мозку на звук 220 гц на початку застосування звуку проявляється у вигляді десинхронізації ЕКГ.

У собаки Черниша після кількох застосувань подразника десинхронізація зникає, і ЕКГ наближається до норми. У собак Ласки і Білолапки в ряді випадків на фоні десинхронізації можна було спостерігати електричну реакцію, яка нагадувала вторинну відповідь.

На рис. 1 (три записи знизу) наведені ЕКГ слухової ділянки кори головного мозку при подразнюванні звуком 220 гц. У собаки Черниша (I) звук (одинадцять його застосувань) не змінює ЕКГ. У Білолапки (II) в першому записі (п'ять застосувань звуку) видно десинхронізацію ЕКГ у відповідь на подразник, у другому записі (вісімнадцять застосувань звуку) можна спостерігати у відповідь на звук позитивне колювання потенціалу і наступну за ним негативність.

Після вивчення електричних потенціалів нарізно на звук 220 гц і на звуковий поштовх ми застосували їх у певній послідовності, маючи на меті утворити між ними тимчасовий зв'язок. В цій комбінації передувало подразнення звуком 220 гц як більш слабе. Через 0,7 сек. звук 220 гц немов підкріплювався звуковим поштовхом. У собаки Черниша це мало характер майже безумовного підкріплення, оскільки первинна відповідь на звуковий поштовх у цього собаки не потребувала попереднього вироблення і виникала в 100% подразнень.

Проводячи щоденні спостереження (8—12 сполучень у кожному досліді), ми виявили у кожного із собак появу на звук 220 гц електричної реакції, подібної до тієї, яку викликає звуковий поштовх, тобто дістали первинну відповідь на звук 220 гц. Ця реакція виникала не відразу, вона немов вироблялась в процесі проведення сполучень.

У перших дослідах (при сполученні звуку 220 гц із звуковим поштовхом) на звук 220 гц первинної відповіді не було. В дальшому вона стала з'являтися у 20—30% подразнень, а починаючи з 40—50-го сполучення — в 60—70%.

В процесі проведення сполучень змінювалась і форма первинних відповідей на звук 220 гц: зменшувався латентний період первинної відповіді, збільшувалась її амплітуда і зменшувалась тривалість позитивного колювання.

За формою первинна відповідь на звук 220 гц ставала подібною первинній відповіді на звуковий поштовх, хоч її параметри відрізнялись від останнього.

Таблиця 1

Характеристика первинної відповіді	Первинна відповідь на	
	звук 220 гц	звуковий поштовх
Латентний період в мсек	23	10
Тривалість позитивного колювання в мсек	18	16
Амплітуда позитивного колювання в мкв	50	90
Тривалість негативного колювання в мсек	45	45
Амплітуда негативного колювання в мкв	60	81

Таблиця 2

Характеристика первинної відповіді	Первинна відповідь на	
	звук 220 гц	звуковий поштовх
Латентний період в мсек	30	38
Тривалість позитивного колювання в мсек	15	12
Амплітуда позитивного колювання в мкв	33	34
Тривалість негативного колювання в мсек	27	32
Амплітуда негативного колювання в мкв	28	39

В табл. 1, яка підсумовує результати перших 20 дослідів на собаці Чернишу, відображена ця різниця.

На рис. 2 показано поступову зміну первинної відповіді на звук 220 гц в процесі дослідів. Записи А і Б показують зміну ЕКГ роздільно при застосуванні звуку 220 гц — А (при цьому ЕКГ не змінюється) і

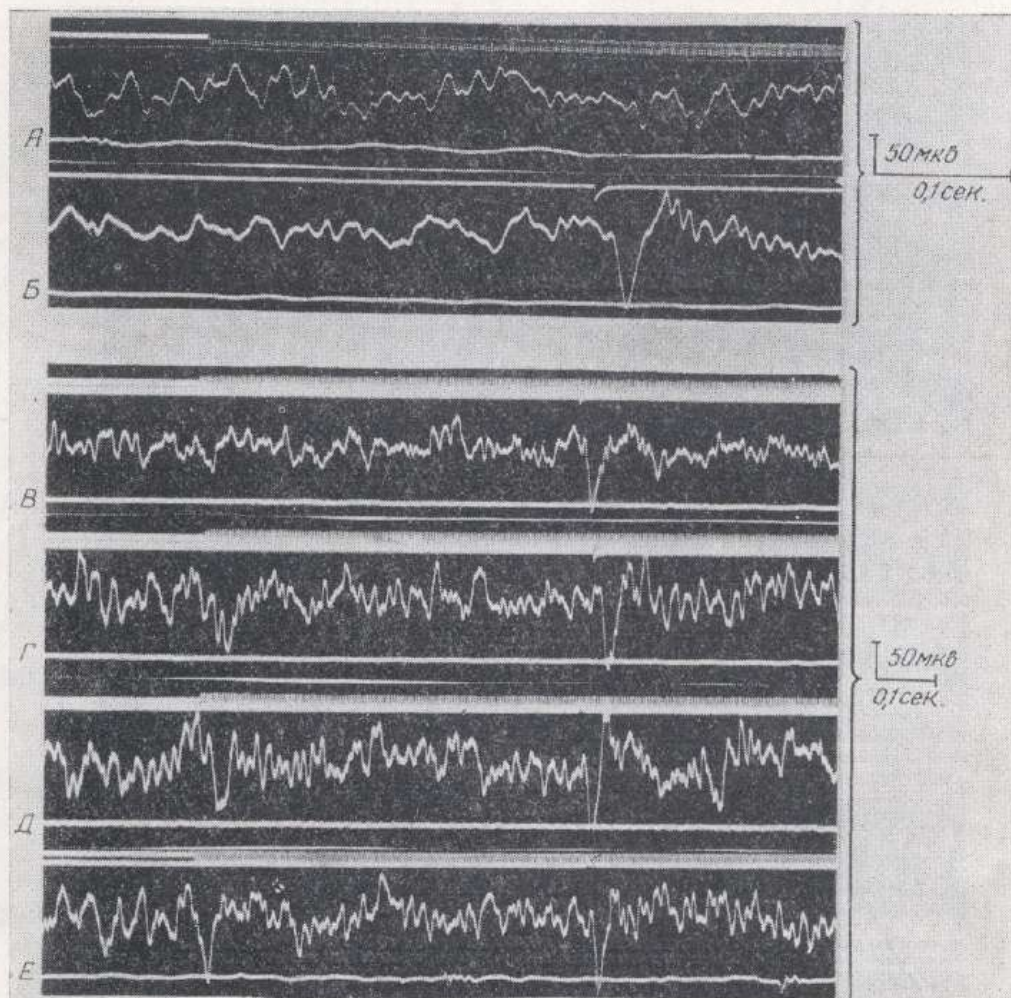


Рис. 2. Зміни первинної відповіді на звук 220 гц при взаємодії із звуковим поштовхом. Наведені окремі записи з різних дослідів на собаці Чернишу.

Позначення кривих (В, Г, Д, Е) на кожному записі зверху донизу: відмітка подразнення звуком 220 гц; відмітка подразнення звуковим поштовхом; ЕКГ слухової ділянки; рухової реакції. На кривих А — перша відмітка подразнення звуком 220 гц, Б — перша відмітка подразнення звуковим поштовхом. Інші позначення такі самі.

звукового поштовху — Б (можна бачити чітко виражену первинну відповідь). Перші сполучення звуку 220 гц з поштовхом (В) не змінюють ЕКГ на звук 220 гц, але в дальшому на звук 220 гц з'являється позитивне коливання, яке спочатку має невелику амплітуду і достатню тривалість (Г), потім в міру збільшення кількості сполучень збільшується амплітуда, вкорочується тривалість (Д), і вже в записі Е первинні відповіді на звук 220 гц і на звуковий поштовх зовсім подібні.

В такому ж плані проведені дослідження і на собаці Білолапці. Як було зазначено вище, ця тварина була використана для вивчення слідових рефлексів, що позначилось на її поведінці під час дослідів: вона повисала в лямках і дрімала. Виявилось, що процент прояву пер-

винної відповіді на звуковий поштовх значно знизився в порівнянні з раніше одержаними показниками, і тільки через деякий час первинна відповідь почала виявлятися регулярно.

При сполученні звуку 220 гц із звуковим поштовхом у собаки Білолапки в порівнянні з Чернишем процес вироблення первинної відповіді

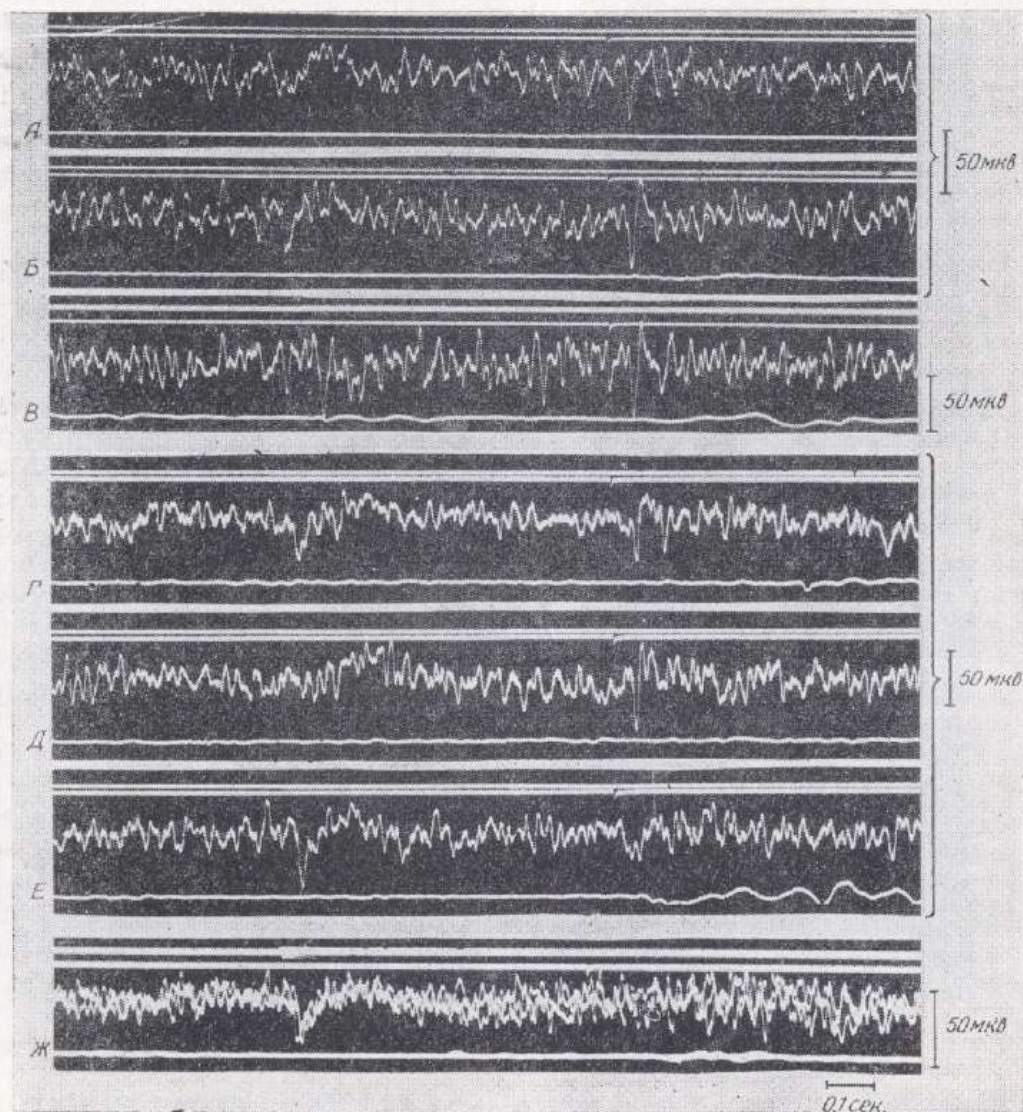


Рис. 3. Зміна первинної відповіді при взаємодії двох подразників. Наведені записи окремих дослідів.

А — десяте сполучення; Б — сімнадцяте сполучення; В — 276-е сполучення; Г, Д, Е — записи ЕКГ з дослідів № 12 від 2.ІІ 1961 р., які демонструють індукційні відношення; запис Ж — на-шаровані одна на одну ЕКГ з дослідів № 30.

на звук 220 гц здійснювався значно важче. Вперше первинна відповідь на звук 220 гц з'явилась на 82-ому сполученні, але і потім залишалась нерегулярною, проявляючись у 15—20% подразнень.

У собаки Ласки, як зазначено вище, первинна відповідь на звуковий поштовх виникла і закріпилась тільки після попередньої взаємодії двох подразників і реєструвалась у цієї тварини в 70—80% подразнень.

При сполученні звуку 220 гц із звуковим поштовхом уже на сьомій пробі на звук 220 гц з'явилося розтягнуте позитивне коливання. В дальшому збільшувалась амплітуда цього коливання і зменшувалась його

тривалість, а на 20-ому сполученні на звук 220 гц була одержана типова первинна відповідь. Її характеристика наведена в табл. 2, в якій підсумовані результати 30 дослідів.

У собаки Ласки, як видно з табл. 2, на відміну від двох попередніх собак латентний період первинної відповіді на звук 220 гц виявився коротшим, ніж латентний період первинної відповіді на звуковий поштовх.

В процесі вироблення первинної відповіді на звук 220 гц у собаки Ласки виразніше, ніж у інших собак, можна було спостерігати індукційні відношення, які виникали в корі головного мозку при взаємодії даних подразників. Уже в перших дослідах, якщо первинна відповідь на звук 220 гц мала значну амплітуду позитивної і негативної хвилі, то наступний за нею поштовх не викликав первинної відповіді; коли ж первинна відповідь на звук 220 гц не проявлялась, то особливо чіткою первинна відповідь була на звуковий поштовх.

Згодом первинна відповідь на звук 220 гц ставала дедалі чіткішою і регулярнішою, а на звуковий поштовх — усе частіше зникала і, нарешті, з 27-го по 32-й дослід зовсім зникла.

На рис. 3 наведені ЕКГ різних дослідів на собаці Ласка. Записи А, Б, В демонструють поступове вироблення первинної відповіді на звук 220 гц, записи Г, Д, Е показують виникаючі індукційні відношення: Г — виявлена первинна відповідь і на звук 220 гц, і на звуковий поштовх, Д — відсутня первинна відповідь на звук 220 гц, але чітко записана первинна відповідь на звуковий поштовх, Е — добре виражена первинна відповідь на звук 220 гц і нема первинної відповіді на звуковий поштовх. В запису Ж наведені нашаровані одна на одну ЕКГ з дослідів № 30.

Тут виразно видно первинну відповідь на звук 220 гц і відсутність на всіх записах під час усього дослідів первинної відповіді на звуковий поштовх.

Дальше вивчення описаних явищ може дати додаткові матеріали про замикання умовнорефлекторного зв'язку.

ЛІТЕРАТУРА

Анохин П. К., III конфер. по вопросам электрофизиологии нервной системы, 1960.

Артемьев В. В., Физиол. журнал СССР, т. XXXVII, № 6, 1951, с. 688.

Верзилова О. В., Мостун В. Ф., Любимов Н. Н., Эрдман Г. М., III конфер. по вопросам электрофизиологии нервной системы, 1960.

Гершуни Г. В., Тонких А. В., Труды Ин-та физиол. им. Павлова АН СССР, т. III, 1949, с. 11.

Кулланда К. М., Физиол. журн. СССР, т. XLVI, № 11, 1960.

Лурье Р. Н., Трофимов Л. Г., Физиол. журнал СССР, т. XI II, № 4, 1956.

Нарикашвили С. П., Труды Ин-та физиол. им. Бериташвили, т. X, 1956, с. 73.

Ройтбак А. И., Биоэлектрические явления в коре больших полушарий, Тбилиси, 1955; Труды ин-та физиологии АН Груз. ССР, 10, 1956, с. 103.

Albe-Fessard, J. *Physiol.*, 49, 1957, p. 521.

Bremer F. et Bonnet V., *EEG Clin. Neurophysiol.*, 2, 1950, p. 389.

Morrel F., Nake, Gastaut, J. *Neurophysiol.*, 20, n. 6, 1957, p. 574.

Надійшла до редакції
31.I 1961 р.

Изменения первичного ответа слуховой зоны коры головного мозга и временные связи

Сообщение I

В. А. Гмыря-Нови

Лаборатория высшей нервной деятельности Института физиологии им. А. А. Богомольца Академии наук УССР, Киев

Резюме

В ответ на раздражение любого участка специфического чувствительного пути адекватным раздражителем в проекционной зоне коры головного мозга возникает электрическая реакция, регистрируемая с поверхности коры в виде положительного и следующего за ним отрицательного колебания электрического потенциала — «первичный ответ».

У животных под наркозом эта реакция повторяется с постоянством и, записывая ее при раздражении специфических рецепторов, можно проследить представительство их в коре головного мозга (Альб-Фессар, Гранит, Куланда, Черниговский, Верзилова и др.).

У животных в хроническом опыте первичный ответ — менее постоянная реакция (Гершуни и Тонких, Артемьев) и, исследуя его, можно проследить зависимость первичного ответа от функционального состояния коры головного мозга (Ройтбак, Артемьев, Нарикашвили, Моррел и др.).

Изучая первичный ответ у собаки при изменении функционального состояния коры головного мозга в связи с мышечным напряжением, мы столкнулись с фактом взаимовлияния двух очагов возбуждения, которое может лежать в основе замыкания временной связи.

Решению этого вопроса и посвящена данная работа.

Наблюдения проведены на собаках в хроническом опыте. С целью записи электрокортикограммы (ЭКГ) и первичного ответа собакам вживлялись электроды до *laminae vitreae*: один в области слухового анализатора, второй — в смежную область.

Исследовали электрическую реакцию слуховой области коры при раздражении звуком 220 гц 57 дб от звукового генератора и при раздражении звуковым толчком 60 дб.

Устанавливали характер электрической реакции на каждый раздражитель в отдельности, затем вели опыт в таком порядке: во время применения звука 220 гц через 0,7 сек. от его начала подключали звуковой толчок.

Звук 220 гц в первых опытах вызывает уменьшение амплитуды и увеличение частоты электрических потенциалов слуховой области коры головного мозга. При повторных раздражениях ЭКГ приближается к норме.

Звуковой толчок в начале работы с животными не всегда сопровождается первичным ответом. При систематической работе эта реакция становится все более четкой и, если соблюдать постоянство в условиях опыта, проявляется при 100% раздражений.

Можно наблюдать некоторое отличие в проявлении первичного ответа у разных собак, оно касается: величины скрытого периода, продолжительности и амплитуды положительного и отрицательного колебаний и изменений в ЭКГ следующих за «+—»-комплексом.

При сочетании звука 220 гц со звуковым толчком в первых опытах на звук 220 гц в ЭКГ не обнаруживается изменений, а на звуковой толчок регистрируется отчетливый первичный ответ. В дальнейшем (на 7—

80-ом появл. Скрыт. первич. короч. должн. сглаж.

П. ваетс. ричес. добнь. В. ло на. го мо. тах е. полож. вызыв. на зв. толчо.

С

zone. excit. impu.

cogra.

cal c. amp. tinui. crea. pote. respo.

soun. the i.

80-ом сочетаниях у разных собак) в отдельных записях на звук 220 гц появляется электрическая реакция, напоминающая первичный ответ. Скрытый период этой реакции в два раза длиннее скрытого периода первичного ответа на звуковой толчок (у одной из собак он оказался короче), положительное колебание меньшей амплитуды и большей продолжительности. За положительным колебанием следует несколько сглаженное отрицательное колебание.

При продолжении опытов укорачивается скрытый период, увеличивается амплитуда, уменьшается продолжительность и колебание электрического потенциала в ответ на звук 220 гц становится совершенно подобным первичному ответу, регистрируемому на звуковой толчок.

В процессе выработки первичного ответа на звук 220 гц можно было наблюдать индукционные отношения, возникающие в коре головного мозга при взаимодействии данных раздражителей. Уже в первых опытах если первичный ответ на звук 220 гц имел значительную амплитуду положительной и отрицательной волны, то следующий за ним толчок не вызывал первичного ответа. Когда же не проявлялся первичный ответ на звук 220 гц, то был четко выявлен первичный ответ на звуковой толчок.

Changes in the Initial Response of the Auditory Zone of the Cerebral Cortex and Temporary Connections

V. A. Gmirya-Novik

Laboratory of Higher Nervous Activity of the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

Summary

The author studied the change in the initial response of the auditory zone of the cerebral cortex in a dog with the interaction of two sources of excitation due to irritation by a sound of 220 c. p. s. 57 db and a sound impulse of 60 db.

The 220 c. p. s. sound induces desynchronization of the electrocorticogram; the sound impulse leads to the appearance of an initial response.

On combining the 220 c. p. s. sound with the sound impulse, an electrical oscillation, which in the beginning has a long latent period of slight amplitude, appears in the auditory zone of the cerebral cortex. On continuing the experiments, the latent period is reduced — the duration is decreased the amplitude is increased, and the fluctuations of the electronic potential in response to the 220 c. p. s. sound become similar to the initial response to the sound impulse.

In the process of formation of the initial response to the 220 c. p. s. sound, induction relations may be observed, arising in the cortex during the interaction of the given stimuli.