

Потенціали різних рівнів моторної зони кори кішки при спокійному її стані

В. М. Сторожук

Лабораторія електрофізіології Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця
Академії наук УРСР, Київ

Кора головного мозку працює як єдине ціле. В значній мірі відомі морфологічні зв'язки численних нервових клітин кори, чого не можна сказати про їх функціональні взаємовідношення. Електроенцефалограма є електричним виразом функції усєї цілісної системи, але й досі ще точно не відомо, яку саме сторону діяльності кори вона відображає (Воронцов, 1960). Ми наблизились би до розуміння електроенцефалограми та її зв'язків з функціональними явищами в корі, якби могли простежити електричні потенціали, що виникають на різних рівнях кори і на її поверхні при умовах, близьких до звичайного стану тварини. Здавалось, що методичним прийомом для досягнення цього може послужити застосування багатополюсних дротяних електродів, розташованих на різних рівнях кори, і зближеного біполярного відведення в умовах хронічного досліду, в зв'язку з чим і було розпочате це дослідження. Аналогічні дослідження провадили Коган (1956), Рабінович (1958) та інші.

Методика досліджень

В плексигласовий стовпчик товщиною 3 мм і висотою 5 мм вклеювали пучок електродів, виготовлених з дроту (константан, ніхром) діаметром 50—10 мк з таким розрахунком, щоб найкоротший електрод знаходився на рівні нижнього обрізу стовпчика, а решта послідовно виступала над ним, звичайно на 0,3; 0,8; 1,3; 2,3 мм. На нижньому обрізі стовпчика укріплювали й інші одиничні електроди на відстані 2—3 мм від пучка електродів. Сприймаючою поверхнею електродів служив поперечний зріз дротиків.

Піддослідними тваринами були кішки. В стерильних умовах під нембуталовим наркозом (45 мг на 1 кг ваги) проводили трепанацію над моторною зоною кори — над медіальною частиною посткруціатної закрутки. Після розкриття твердої мозкової оболонки в кістці дротяними швами закріплювали плексигласовий циліндр — тримач, який нижнім своїм краєм прилягав до кори. В циліндр вставляли плексигласовий стовпчик з електродами і укріплювали фосфатцементом, при цьому електроди, розташовані на нижньому обрізі стовпчика, розміщались на поверхні кори, а виступаючий над ним пучок електродів заглиблювався в кору так, що кожний з електродів досягав заданої глибини від поверхні кори, а найдовший (2,3 мм) проникав під кору (товщина кори в цій закрутці 1,5—1,7 мм). Протилежні кінці електродів закінчувались на контактах плексигласової розетки, яку прикріплювали в тим'яній ділянці. Останнім часом застосовували розетки, описані в праці Трофімова і співробітників.

На час досліду тварину поміщали в невелику екрановану камеру і розетку підключали до входів підсилювачів. Спеціально виготовлений для цих дослідів чотириканальний катодний осцилограф з трубками, розташованими по одній вертикалі, давав можливість одночасно спостерігати чотири процеси на різних рівнях кори. Підсилювачі змінного струму із симетричними входами дозволяли широко змінювати підсилення — від 50 мкв до 50 мв на 3,5 см екрана. Постійна часу приладу — 1,5 сек., смуга пропускання частот від 0,5 до 2500 коливань за секунду без зниження амплітуди, і з зменшен-

ням а
помог
жістю

теми

ОСН
МИ

зі і
шо
на
5. 1
оди
тьс
би
еле
та
ци

ням амплітуди наполовину при 5000 гц. Коливання потенціалів фотографували за допомогою фотокамери, в якій фотопапір 9 см завширшки пересувався з постійною швидкістю 32 мм на секунду.

Результати досліджень

Потенціали, що реєструються на різних рівнях моторної кори в затемненій кімнаті при руховому спокої тварини, можна поділити на дві

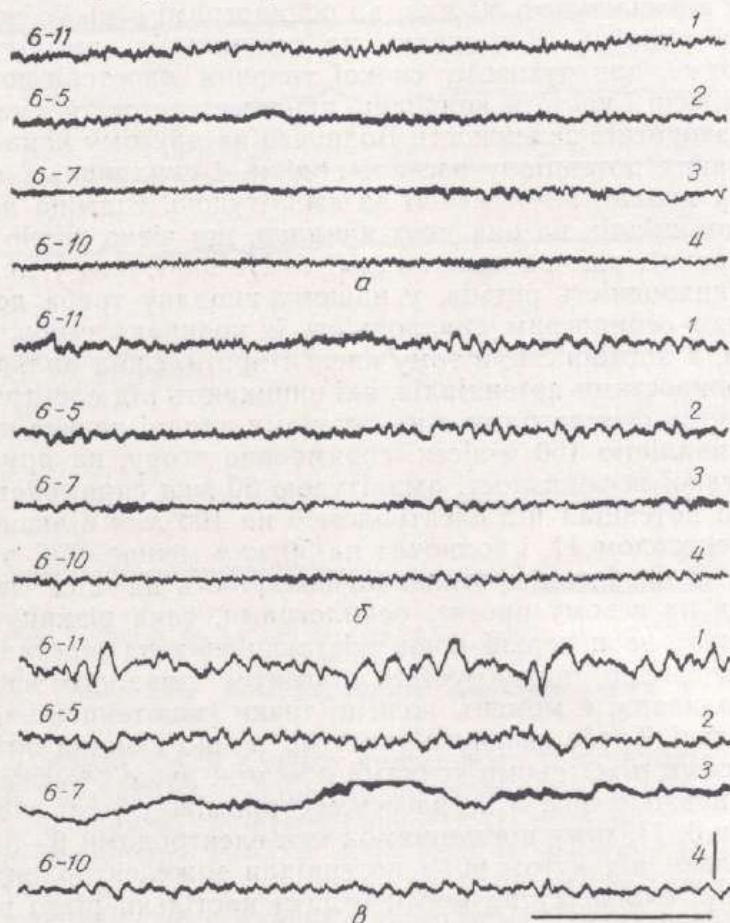


Рис. 1. Кішка № 13, оперована 16.VI, дослід від 23.VI.

а, б, в — порядкове позначення осцилограм.
Цифри над осцилограмами зліва — номери відповідних електродів, справа — номери каналів, час — 1 сек., калібровка 100 мкв (пояснення в тексті).

основні групи: 1) близькі до потенціалів звичайної електроенцефалограми і 2) швидкі високоамплітудні потенціали.

А. На рис. 1 наведені три осцилограми, одержані у кішки на протязі години при максимальному підсиленні. Один з електродів (6), розташований на поверхні кори, був спільним для всіх каналів. В парі з ним на першому каналі підключено електрод 11, а на другому — електрод 5. Вони також розташовані на поверхні кори на відстані 3 мм один від одного і від електрода 6, утворюючи рівносторонній трикутник. На третьому каналі підключено електрод 7, розташований під шостим на глибині 0,3 мм. На четвертий канал спільний електрод подано в парі з електродом 10 довжиною 2,3 мм, тобто його сприймаюча поверхня розташована під корою. На рис. 1, як і на всіх інших, зліва над кожною осцилограмою наведена пара цифр, що означають, з яких електродів осци-

логограма одержана. Підключення електродів таке, що подача негативного потенціалу на позначений першою цифрою електрод відхиляє промінь вгору, а подача негативного потенціалу на електрод, позначений в парі другою цифрою, відхиляє промінь вниз.

На першому каналі, на який підключено електроди від поверхні кори, на рис. 1, *а* частота потенціалів становить 24—28 коливань на секунду при амплітуді 10—30 мкв; на рис. 1, *б* є і повільніші коливання — 12 на секунду з амплітудою 50 мкв; на осцилограмі *в* цього ж рисунка потенціали ще рідші: 6—8 коливань на секунду, їх амплітуда досягає 100 мкв. Отже, при руховому спокої тварини спостерігаються широкі зміни амплітуди і частоти коливань, причому частота й амплітуда перебувають у зворотній залежності. Водночас на другому каналі зареєстровані коливання потенціалу взагалі подібні і синхронні з коливаннями на першому каналі, хоч і менші за амплітудою. Відміна полягає в полярності потенціалів на цих двох каналах, що чітко видно на осцилограмі *в* і трохи гірше на осцилограмі *б*. Не вдаючись у подробиці уявлень про синхронність ритмів, у нашому випадку треба допустити, що схожість двох осцилограм, синхронність їх коливань зумовлені спільним електродом, а відмінність, в тому числі і протилежна полярність, пов'язана з особливостями потенціалів, які виникають під електродами 5 і 11. В лівому кутку осцилограми *в* на першому каналі велике коливання до 100 мкв тривалістю 160 мілісек. спрямоване вгору, на другому каналі потенціал такої ж тривалості амплітудою 50 мкв спрямований вниз. Це означає, що потенціал під електродом 6 на 100 мкв більше, ніж потенціал під електродом 11, і водночас на 50 мкв менше, ніж потенціал під електродом 5. Оскільки протилежна полярність на цих двох каналах зберігається на всьому протязі осцилограми, така різниця потенціалів у трьох точках на поверхні кори, розташованих на відстані 3 мм одна від одної, очевидно, підтримується протягом тривалого часу, хоч при кожному коливанні є момент, коли ці точки ізопотенціальні або майже ізопотенціальні. Треба звернути увагу на те, що різниця потенціалів утворюється саме між трьома точками або між дуже обмеженими ділянками кори навколо них, а не на всьому проміжку між електродами 6 і 5, 11, тому що напрямок між електродами 6—5 і 6—11 розходиться тільки під кутом 60° і потенціали міжелектродних проміжків (у певній мірі спільних) не могли б дати настільки різко відмінних за полярністю записів. Синхронність коливань не вдається простежити при більш частих і малих за амплітудою коливаннях (рис. 1, *а*).

Потенціали на третьому каналі (електрод 7 заглиблюється на 0,3 мм в товщу кори) взагалі малі за амплітудою, але інколи виявляють значні коливання — до 30 мкв (права половина осцилограми *а*), не синхронні з коливаннями на верхніх каналах, що мало б свідчити, що потенціали верхнього шару кори звичайно охоплюють усю його товщу, але інколи в глибині шару виникають потенціали, відмінні від потенціалів поверхні. На осцилограмі 1, *в* також спостерігається майже ізопотенціальність, але при великих повільних коливаннях на поверхні кори можуть виникати і великі повільні коливання — 1—2 на секунду, величиною до 80 мкв в поперечнику першого шару. Отже, точка 6, маючи певну коливану величину потенціалу щодо електродів 11 і 5, одночасно має інше коливання потенціалу щодо точки 7, розташованої на 0,3 мм в глибині кори. Це показує, що вже на глибині 0,3 мм від поверхні кори може лежати шар, який виявляє ритми, не однакові з коливаннями на поверхні кори. Спостереження на одній з кішок (№ 15), у якої були вживлені в товщу кори два пучки електродів на відстані 2 мм один від одного, показали, що коливання потенціалів між двома електродами, заглибле-

ними
не по
тика
бині
лива
друг

еле
0,3
раз

пос
сті
сті
ко
б),
по

мо
ле
від
мі
на
ел
те
ня
по
ш
че
як
на

ними на 0,3 мм кожний, порівняно повільні, невеликі за амплітудою і не подібні до потенціалів, що одночасно реєструються на тих самих вертикалях на поверхні кори. Враховуючи повільні зміни потенціалу в глибині кори стає зрозумілою і осцилограма 1, б. На її третьому каналі коливання 8—12 на секунду в значній мірі синхронні з коливаннями на другому каналі. Можна припустити, що потенціал, який виникає під

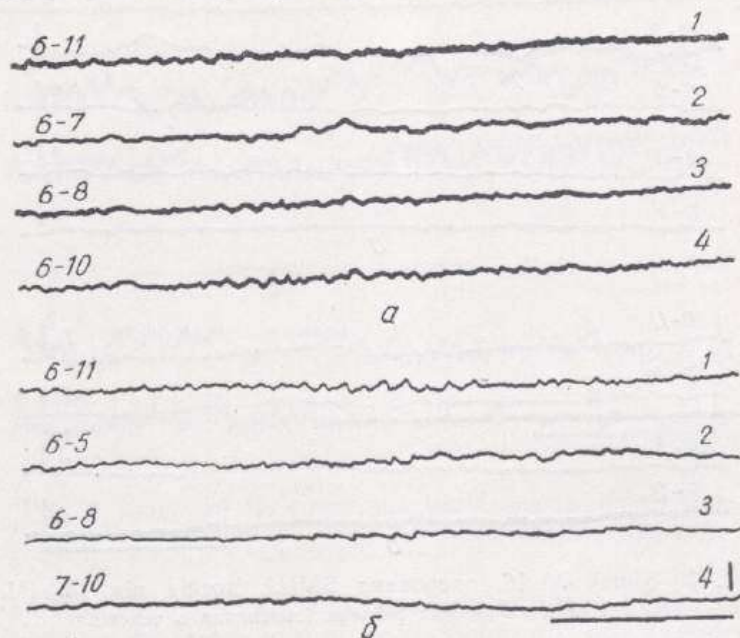


Рис. 2. Кішка № 13, оперована 16.VI, дослід від 22.VI (а) і 23.VI (б).

Час — 1 сек., калібрівка 200 мкв (пояснення в тексті).

електродом 6, поєднується з дуже повільним коливанням на глибині 0,3 мм, тобто, що таке коливання на поверхні кори в якійсь мірі відображає стан, близький до ізопотенціальності в її глибині.

Що ж до четвертого каналу, який по суті, реєструє швидкі зміни в постійному (черезкорковому) потенціалі, то видно, як реєструються часті (32—40 коливань на секунду) низькоамплітудні коливання при частих коливаннях на поверхні кори (рис. 1, а); потенціали, синхронні з коливаннями на першому каналі при хвилях 8—12 на секунду (рис. 1, б), і, нарешті, потенціали, подібні до потенціалів другого каналу, при повільних хвилях на поверхні кори.

Для кращого розуміння змін потенціалів у глибині кори розглянемо рис. 2. Осцилограми були одержані від тієї самої кішки при підсиленні в чотири рази меншому, ніж на рис. 1, що звільнює осцилограми від малоамплітудних коливань. Підключення електродів на осцилограмі 2, а від попередніх відрізняється тим, що електроди 6—7 переведено на другий канал, а на третій канал спільний електрод дано в парі з електродом 8, розташованим на глибині 0,8 мм від поверхні кори. Потенціали на поверхні кори (електроди 6—11) не збігаються з коливаннями потенціалу в глибших шарах, хоча загальний їх характер схожий; подібність може бути зумовлена спільним електродом 6, також розташованим на поверхні кори. Великі коливання потенціалу на третьому і четвертому каналах схожі і близькі до коливань другого каналу. Отже, якщо більш глибокі елементи кори і мають власні коливання, то вони настільки незначні, що при даному підсиленні не виявляються. Тому

можна говорити, що глибокі шари кори в певній мірі перебувають в ізо-
потенціальному стані між собою (але не щодо поверхні кори).

Це показує і осцилограма б, яка відрізняється від попередньої на-
самперед підключенням на четвертому каналі електродів 7—10 (7 —
глибина 0,3 мм і 10 — глибина 2,3 мм), тобто обидва електроди, розта-
шовані нижче від верхнього шару кори. На каналах 1, 2, на які подано

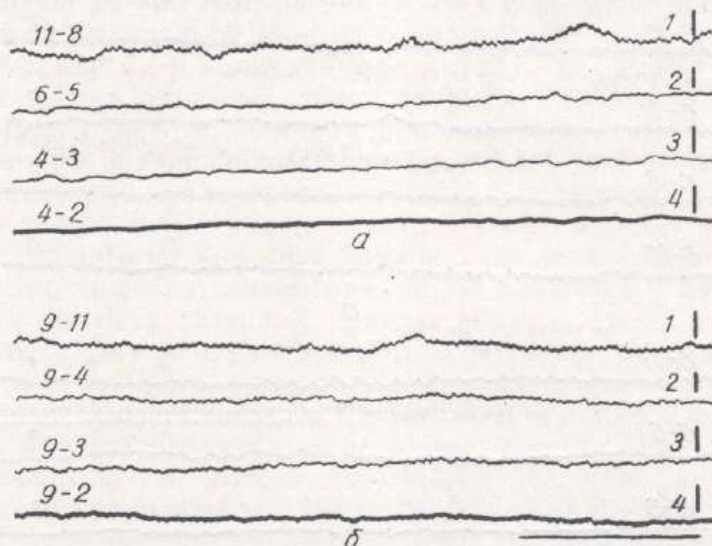


Рис. 3. Кішка № 16, оперована 2.VIII, дослід від 13.VIII.
Час — 1 сек., калібровка 200 мкв (пояснення в тексті).

поверхневі електроди, повільні потенціали досить великі. На третьому
каналі, де поверхневий електрод підключено в парі з електродом, роз-
ташованим у третьому шарі, виявлені менші коливання, а від глибин-
них електродів реєструються ледве помітні коливання не синхронні з по-
верхневими коливаннями потенціалу. При цьому електричні поля, що
відводяться електродами, поданими на третій і четвертий канали, в
значній мірі перекриваються, що знову підкреслює локальність реєстро-
ваних потенціалів. Якби джерело великих повільних коливань не знахо-
дилось у поверхневому шарі, а залежало від коливань потенціалу в гли-
бині кори, то це позначилось би на четвертому каналі осцилограми б.

На рис. 3 наведені осцилограми, одержані у кішки № 16, якій були
вживлені електроди з дроту діаметром 10 мк. На першому каналі під-
ключено електроди 11—8, це поверхневі електроди, розташовані на від-
стані 2 мм один від одного і від точки 6, де розміщено пучок електродів,
що проникають у товщу кори. На другому каналі поверхневий електрод
6 підключено з електродом 5, що заходить на 0,3 мм в глибину кори.
Електрод 4, вершина якого знаходиться на 0,8 мм в глибині кори, обра-
но за спільний і він подається на третьому каналі в парі з електродом
3 (1,2 мм глибиною) і з електродом 2 (2,3 мм глибиною) на четвертому
каналі. Потенціали, записані з електродів 6—5, що охоплюють перший
шар кори, не синхронні з повільними коливаннями більш глибоких рів-
нів. У глибині коливання краще виявляються на третьому і менше на
четвертому каналах. Виразність потенціалів на третьому каналі треба
пов'язати з рівнем 1,2 мм, адже якби це залежало від електрода 4, то
такі ж потенціали було б видно і на четвертому каналі, де також під-
ключено електрод 4.

На рис. 3, б показано осцилограми, на яких спільним електродом
було обрано електрод 9, розташований на поверхні кори на відстані

2 мм від місця, де пучок електродів заглиблюється в кору. На першому каналі він підключений з електродом 11, який також є поверхневим, а на інших — з електродами 4, 3, 2, що залягають по вертикалі відповідно на глибині 0,8; 1,2 і 2,3 мм. Оскільки записи на трьох нижніх каналах дуже схожі, можна припустити, що вони відбивають зміни потенціалу

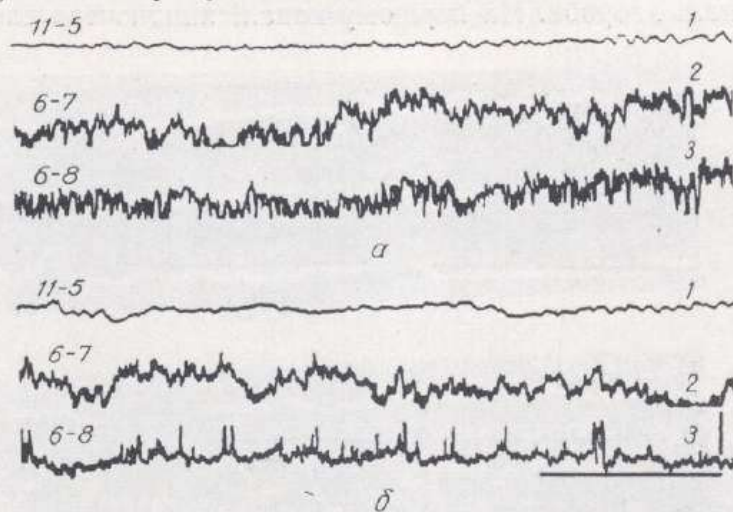


Рис. 4. Кішка № 13, оперована 16.IV, дослід від 24.VI.
Час — 1 сек., калібровка 400 мкв (пояснення в тексті).

під спільним електродом 9, але спільний електрод в парі з поверхневим дає зовсім іншу за формою криву, що, очевидно, пов'язано з особливостями коливання потенціалу під електродом 11, отже, подібність на трьох нижчих каналах відображає також певну ізопотенціальність трьох точок, розташованих у глибині кори.

Б. Швидкі високоамплітудні потенціали — другий тип потенціалів, які можуть виявлятися у моторній зоні кори. Приклад таких коливань наведений на рис. 4. Осцилограма б записана через кілька хвилин після осцилограми а. На першому каналі підключено електроди 11—5, розташовані на відстані 3 мм один від одного і від того місця, де пучок електродів проникає в кору. На другому і третьому каналах поверхневий спільний електрод 6 дано в парах з електродами 7 (глибиною 0,3 мм) і 8 (глибиною 0,8 мм). На третьому каналі привертають увагу амплітуда коливань: 100—200—300 мкв і їх тривалість: 20—10—5 σ. Частота від кількох коливань на секунду (рис. 4, б) до 35—40 (рис. 4, а), а іноді і значно вище. Це, звичайно, монофазні коливання, причому одні з них мають східчастий вигляд (рис. 4, а), у інших така східчастість непомітна. Водночас поверхневі електроди можуть реєструвати звичайну для даного підсилення кортикограму, що добре видно на першому каналі. В цьому спостереженні шостий електрод при підключенні з іншими поверхневими електродами також записував звичайну кортикограму. Отже, швидкі коливання, записані на рис. а і б, де електрод 6 був спільним, залежали від тих змін потенціалу, які відбувались під електродами 7 і 8. Цікаво, що полярність потенціалів при однакових умовах реєстрації може змінюватись на протилежну. Водночас потенціали на другому каналі повільніші, менші за амплітудою і не відбивають змін полярності, хоч і нагадують коливання на більшій глибині.

Потенціали, подібні до наведених на рис. а, спостерігались майже у всіх тварин, але не раніше, ніж на четвертий день після операції. Починались вони при спокійному стані тварини і звичайно тривали

10—15 хв., а інколи і значно довше. Певної залежності між змінами стану, поведінки тварини і виникненням швидких коливань не помічено.

Остання осцилограма (рис. 5) зареєстрована у кішки, хворої на чумку з ускладненням на нервову систему, що проявлялось загальмованістю тварини і атаксією. Осцилограму одержано на 15-й день після операції в розпалі хвороби. На першому каналі підключено електроди 5—

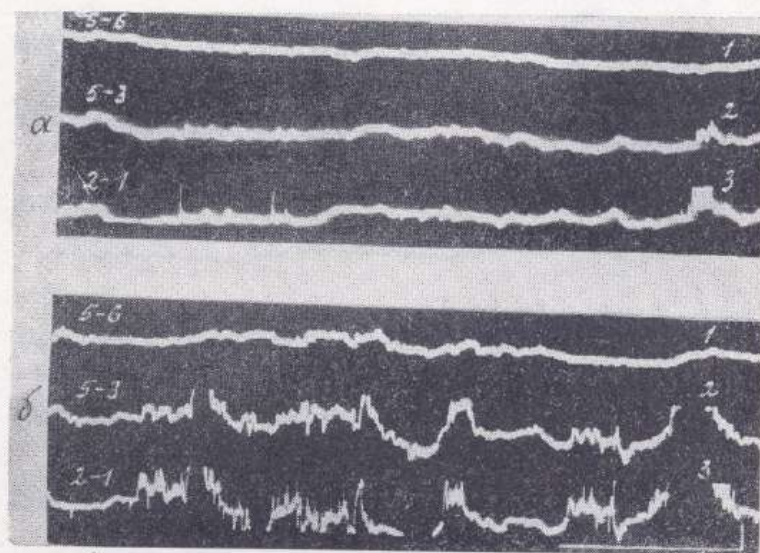


Рис. 5. Кішка № 9, оперована 25.III, дослід від 9.IV.
Час — 1 сек., калібрівка 200 мкв для першого і другого каналів,
800 мкв для третього каналу (пояснення в тексті).

6, розташовані на поверхні кори на відстані 1 мм один від одного; на другий канал подано поверхневий спільний електрод 5, електрод 3 на глибині 0,8 мм; на третьому каналі приєднано електроди 2—1 (відповідно на глибині 1,3 і 2,2 мм). Підсилення на першому і другому каналах невелике (0,5 см — 200 мкв), а на третьому каналі ще в чотири рази менше. Отже, швидкі пікоподібні потенціали (схожі з потенціалами на рис. 4,б), зареєстровані на третьому каналі, мають величину від 800 мкв до 1,3 мв. Вони у безладді слідуєть один по одному, іноді рідкі (рис. 5, а), іноді з проміжками в 50—30 σ, а часом видно, що два потенціали розташувались зовсім поруч, майже злилися між собою. Більшість потенціалів спрямовано вгору, що вказує на їх виникнення під електродом 2. Хоч на другому каналі підсилення в чотири рази більше, помітно лише повільні коливання. На першому каналі коливання порівняно невеликі, але взагалі вони досягають 200 мкв. На одному з продовжень осцилограми б деякі швидкі коливання на третьому каналі дістали чітке, але зменшене відображення на самій поверхні кори, тоді як середній канал показував лише незначні коливання.

Висновки

1. Описано три типи коливань потенціалів на поверхні моторної зони кори, які становлять її фонову електричну активність. Показано, що остання складається на поверхні кори і безпосередньо не відображає повільних коливань потенціалу, які відбуваються в глибині кори.

2. Описано швидкі високоамплітудні коливання локального характеру, переважно в глибоких шарах кори мозку. Закономірного зв'язку цих коливань з функціональним станом тварини не встановлено.

В.
К.
1956, с.
Л.
в. 4, 19
Р.

По

Е
ример
кошк
моще
ного
чески
руем
соко
циал
ракт

poten
ring
elec
tion
reco
tude
surf
deep

ЛИТЕРАТУРА

- Воронцов Д. С., Журн. высшей нервной деят., т. X, в. I, 1960, с. 42.
Коган А. Б., Доклады на XX Международном конгрессе физиологов в Брюсселе, 1956, с. 259.
Любимов Н. Н. и Трофимов Л. Г., Журн. высшей нервной деят., т. VIII, в. 4, 1958, с. 615.
Рабинович М. Я., Журн. высшей нервной деят., т. VIII, в. 4, 1958, с. 546.

Надійшла до редакції
23.IX 1960 р.

Потенциалы различных уровней двигательной зоны коры кошки при спокойном ее состоянии

В. М. Сторожук

Лаборатория электрофизиологии Института физиологии им. А. А. Богомольца
Академии наук УССР

Резюме

В статье изложены наблюдения, проведенные в хроническом эксперименте над потенциалами различных уровней двигательной зоны коры кошки при спокойном состоянии животного, зарегистрированные с помощью многополюсных проволочных электродов в условиях сближенного биполярного отведения. Выделены две группы колебаний электрических потенциалов: а) потенциалы, близкие к потенциалам, регистрируемым при обычной электроэнцефалограмме, б) кратковременные высокоамплитудные колебания. Обсуждаются места возникновения потенциалов, регистрируемых при поверхностной электрокортикограмме и характер изменений потенциала в глубоких слоях коры.

Potentials of Various Levels of the Motor Zone of the Cortex in the Cat during Its Tranquil State

V. M. Storozhuk

Electrophysiology Laboratory of the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology
of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

Summary

This paper presents observations made in a chronic experiment on the potentials of various levels of the motor zone of the cortex in the cat during a tranquil state of the animal, recorded by means of multipolar wire electrodes under conditions of close bipolar leads. Two groups of fluctuations of the electric potential are distinguished: a) potentials close to those recorded in an ordinary electroencephalogram, b) temporary high-amplitude fluctuations. The sites of the origin of the potential recorded on a surface electrocorticogram and the nature of the changes in potential in deep cortical layers are discussed.