

Викликані потенціали на різних рівнях моторної зони кори кішки і їх відношення до хвиль електроенцефалограми

В. М. Сторожук

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

Електроенцефалограма широко застосовується у фізіологічних дослідженнях, але походження її хвиль і відношення їх до функції кори головного мозку не зовсім ясні.

Наблизитись до розуміння цього питання можна лише в результаті всебічного дослідження властивостей цих хвиль. В раніше опублікованих повідомленнях дана частотна і просторова характеристика електричних потенціалів у моторній корі. В цьому дослідженні зроблена спроба визначити, як відносяться коливання ЕЕГ до викликаних потенціалів.

Викликані потенціали за тривалістю і амплітудою близькі до коливань енцефалограм і водночас тісно пов'язані з нейронною активністю (Лі, Кулен і Джаспер). Крім того, можна було припустити, що реєстрація викликаних потенціалів одночасно на кількох рівнях кори дасть відомості про функціональний стан окремих шарів кори під час надходження нервового імпульсу.

Методика досліджень

В гострому досліді у кішки під нембуталовим наркозом (40 мг на 1 кг ваги) розкривали задню хрестовидну закрутку. В пункті кори, подразнення якого викликали рухи протилежної задньої кінцівки, вставляли пучок електродів з константанових ізолюваних дрітків, діаметром 50 мк кожний. Пучок складався з шести електродів різної довжини і після його фіксації один електрод розташовувався на поверхні, а решта в товщі кори на глибині 0,5; 1,0; 1,5; 2,0; 2,5 мм. Референтний електрод розміщувався на відстані 2 см на лобних кістках. Заземлення не провадили. Одиночні або серійні подразнення від електронного стимулятора через трансформатор силою 3 в і тривалістю 0,5 мсек прикладали до п. *retropeus communis* контралатеральної кінцівки. Потенціали реєстрували за допомогою чотириканального катодного осцилографа і фотоапаратів. Для виключення артефактів, пов'язаних з рухами тварин, у більшості дослідів застосовували прокуран і штучне дихання.

Результати досліджень

В точці кори, подразнення якої викликає рух протилежної кінцівки, електродами, розташованими на поверхні і на глибині 1,0—1,5 мм, відводиться викликаний потенціал, що виникає при подразненні п. *regeus communis* тієї самої кінцівки. Цей потенціал, звичайно, з латентністю 10—12 мсек являє собою двофазну позитивно-негативну хвилю по відношенню до поверхневого електрода. Позитивна фаза триває 10—20, негативна — 20—40 мсек і більше. Негативна фаза часто не реєструється. Так при підключенні поверхневого електрода 1 в парі з електродом

Викликані

3 (рис. 1, II, б) а при викликаному до поверхні кори. В іншому досліді (III) поверхневим (1,0 і 2,0 мм відводини) виникає в глибині, поверхні кори по в однаково: по відно ніж по відношенню

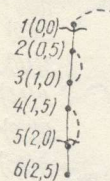


Рис. 1. Сх
Хвилясті гориз
ням кори. Вер
ні розташуванн
номери електро
глиблені в корі
кістках на відс
лограми, з'єдна
лограми: причо
таке, що негати

Схема справа

Осцилограми ко.
Осцилограми кол.
МОЖЛИВИ

[illegible]

3 (рис. 1, II, б) або 5 (рис. 1, II, в) виявляється, що рівні 1,0—2,0 мм при викликаному потенціалі розвивають негативність по відношенню до поверхні кори.

В іншому досліді при такому ж підключенні електродів (колонка III) поверхневим електродом і електродами, розташованими на рівнях 1,0 і 2,0 мм відводиться двофазний потенціал. Спочатку негативність виникає в глибині, а потім вона переходить на поверхню. Негативність поверхні кори по відношенню до глибинних електродів зберігається неоднаково: по відношенню до глибини 1,0 (III, б) вона скоріше зникає, ніж по відношенню до глибини 2,0 мм. Це, очевидно, можна пояснити

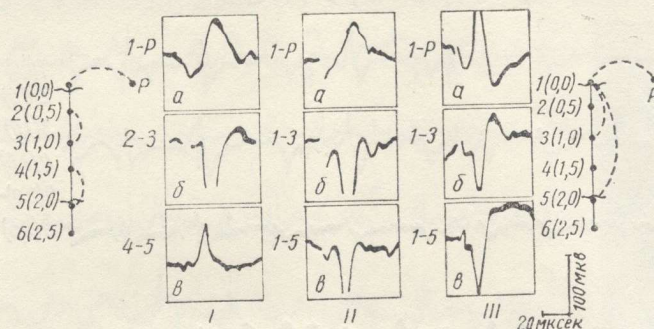


Рис. 1. Схема зліва належить до осцилограм колонки I.

Хвилясті горизонтальні лінії відповідають верхньому і нижньому рівням кори. Вертикальна лінія — пучок електродів, крапки на ній — рівні розташування сприймаючих поверхонь електродів. Зліва зображено номери електродів, в дужках — глибина в міліметрах, на яку вони заглиблені в кору: *р* — референтний електрод, розташований на носових кістках на відстані 2,0 см. Пари електродів, від яких одержано осцилограми, з'єднані пунктиром, вони ж позначені зліва від кожної осцилограми; причому, як і в усіх інших осцилограмах, підключення їх таке, що негативність під першим в парі електродом відхиляє промінь вгору.

Схема справа пояснює підключення електродів на осцилограмах колонок II і III.

Осцилограми колонок I і II зареєстровані в тому самому досліді. Осцилограми колонки III записані в іншому досліді і відображають можливий варіант реакції викликаного потенціалу.

тим, що на рівні 1,0 мм виникає процес, який вирівнює різницю потенціалів, що виникала між поверхнею і цим рівнем. З рис. 1, б видно, що глибина 1,0 мм по відношенню до рівня 0,5 мм при викликаному потенціалі розвиває негативність. Водночас рівень 1,5 мм виявляє значно меншу негативність по відношенню до рівня 2,0 мм (рис. 1, в).

Отже, при розвитку викликаного потенціалу на рівні 1,0—1,5 мм виникає негативність по відношенню до поверхні кори і глибини 0,5 мм, а також до білої речовини мозку. Однак негативність по відношенню до білої речовини виражена менше, тому остання по відношенню до поверхні кори також має негативний потенціал. Такий розподіл потенціалів по вертикалі кори відповідає даним, одержаним при вивченні викликаного потенціалу за допомогою мікроелектродів.

Верхній ряд осцилограм був одержаний при відведенні поверхневим електродом і електродом, розміщеним на лобній кістці на відстані 2 см, і, отже, відбиває зміни в поверхневій електрокортикограмі. Як видно з осцилограм I, а, II, а, III, а (рис. 1), поверхневий електрод реєструє негативне або негативно-позитивне коливання. В одних випадках це коливання протилежне за знаком і схоже за формою до коливань потенціалу, що реєструється електродами, розташованими по вертикалі

(III, a), в інших воно відрізняється також своєю формою і тривалістю (I, a, II, a).

Потенціал, що реєструється на поверхні, не є простим проведенням потенціалів з глибини кори. В деяких випадках, наприклад, при охолодженні поверхні мозку та збереженні викликаних потенціалів, що відводяться електродами, розташованими по вертикалі кори, коливання потенціалу, відведені поверхневим і референтним електродами спочатку зменшуються, а потім і зовсім зникають. При введенні тварини смер-

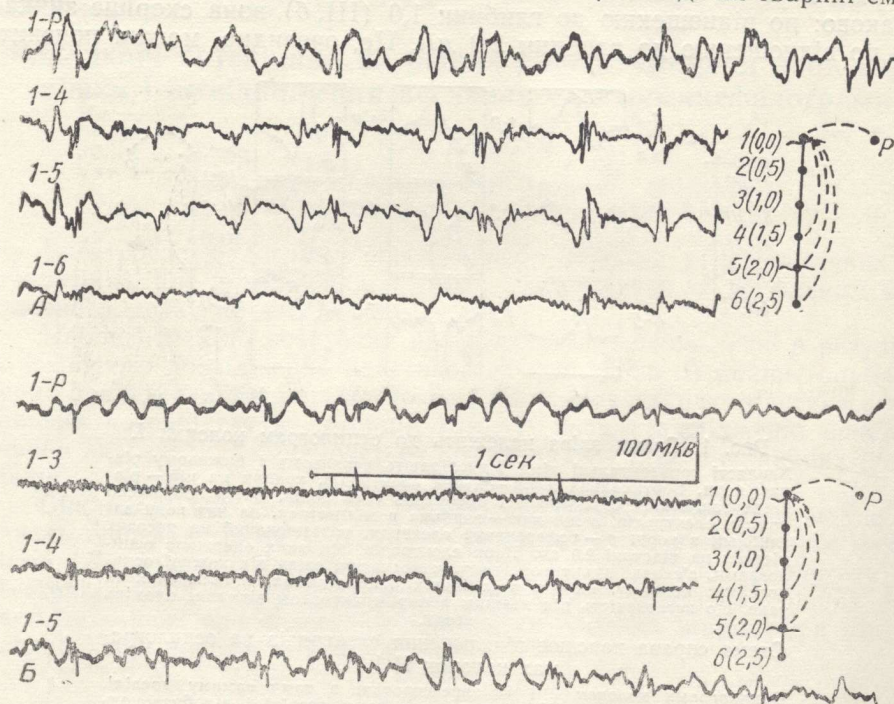


Рис. 2. Справа — схема підключення пар електродів, зліва над кожним променем позначено, від яких електродів одержана осцилограма. Відхилення променя вгору означає негативність під першим у парі електродом.
Читати осцилограми справа наліво.

тельної дози нембуталу поверхнево-позитивний потенціал швидко зникає, а поверхнево-негативний залишається навіть після зникнення енцефалографічних коливань. При тимчасовому виключенні штучного дихання у тварини, якій введено прокуран, поверхнево-негативний потенціал зникає через 1,5—2 хв. і відновлюється до появи спонтанних коливань. Місцеве застосування стрихніну в (розчині 1:1000) дещо збільшує амплітуду поверхнево-негативної фази, але особливо збільшується поверхнево-позитивна фаза з появою на ній додаткових коливань. Викликаний потенціал, що реєструється на поверхні кори, залишає після себе рефрактерність: друге подразнення, застосоване до того самого нерва, неспроможне привести до появи другого викликаного потенціалу в межах 80—90 мсек.

На рис. 2 на фоні енцефалограми зареєстровано ряд викликаних потенціалів. Форма і тривалість викликаного потенціалу, що реєструється між поверхневим і заглибленими в кору електродами, більш сталі, ніж характер потенціалів, які при цьому виникають у поверхневій електроркортикограмі. На рисунку видно також, що позитивна фаза виклика-

ного потенціалу, як родами, не підсумо. На осцилограмі 2, б тенціал, його позити зі спонтанної хвилі н мої хвилі.

Характер викли вим і глибинним ел На рис. 3, а при видно, що потенціал го під поверхневим е

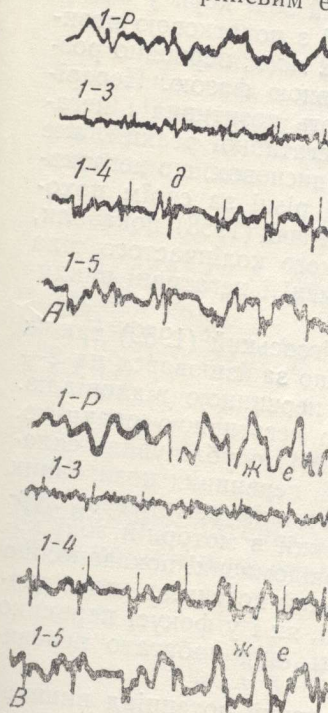


Рис. 3. Осцилограми А і В, одержані над кожним променем можна бачити окремі коливання потенціалу, пояснені Осцилограма Б одержана і

фаза значно перевершує поверхні кори виникає негативний. У деяких випадках при швидкому розряді окремих клітин потенціалу, що реєструється електродами, в деяких коливаннях (д, е рис. 3, А) хвилі після негативної фази 20 до 40 мсек (а і б на рис. 3).

Коливання г, д, е, ж (також на рис. 3, А) виникло до викликанних потенціалів на місці їх коливань можна думати, що і

ного потенціалу, який реєструється вертикально розташованими електродами, не підсумовується із спонтанними коливаннями потенціалу. На осцилограмі 2, б (четвертий промінь) показано, що викликаний потенціал, його позитивна фаза на початку, на вершині і на низхідній фазі спонтанної хвилі не зазнає помітних змін і не впливає на розвиток самої хвилі.

Характер викликаного потенціалу, що реєструється між поверхневим і глибинними електродами, змінюється при серійних подразненнях.

На рис. 3, а при подразнюванні з частотою близько 9 на секунду видно, що потенціал між електродами 1—4 (третій канал) з позитивного під поверхневим електродом (а) стає двофазним (б). Іноді друга

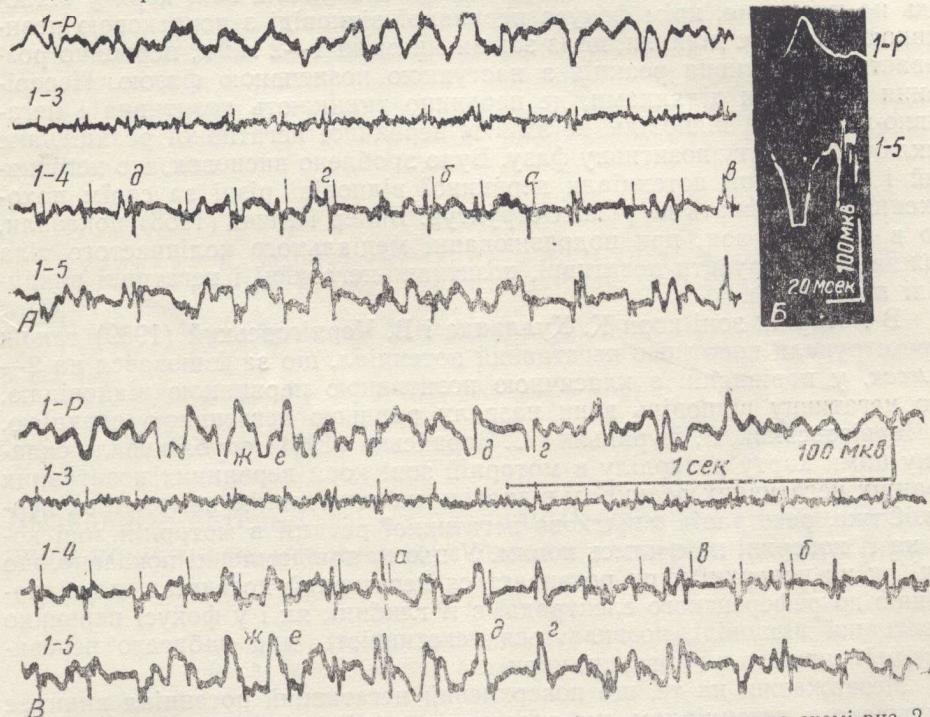


Рис. 3. Осцилограми А і В, одержані при підключенні, як це показано на схемі рис. 2, Б. Над кожним променем можна бачити пари електродів. Літерами а, б, в, г, д, е, ж позначено окремі коливання потенціалу, пояснення яким дано в тексті. Читати осцилограми справа наліво.

Осцилограма В одержана при підключенні електродів, як показано справа.

фаза значно перевершує першу (в). Ця друга фаза означає, що на поверхні кори виникає негативність по відношенню до глибших шарів. У деяких випадках при швидкому перебіганні променя на цій хвилі реєструються швидкі пікоподібні потенціали, що, очевидно, є відображенням розрядів окремих клітин (осцилограма Б). Друга фаза викликаного потенціалу, що реєструється зближеними розташованими по вертикалі електродами, в деяких випадках супроводжується додатковими коливаннями (д, е рис. 3, А і а, б, в рис. 3, В). Час появи додаткової хвилі після негативної фази викликаного потенціалу коливається від 20 до 40 мсек (а і б на рис. 3, В).

Коливання г, д, е, ж (там же) становлять особливий інтерес. Коливання г виникло до викликаного потенціалу, а, д, е, ж — після викликаного потенціалу на місці їх другої фази. По забудинах цих великих коливань можна думати, що це не однорідна хвиля, а результат підсу-

мовування другої фази викликаного потенціалу і спонтанної хвилі. Ці хвилі відбивають негативність, що виникає на поверхні кори по відношенню до глибоких шарів. Поверхневий електрод по відношенню до глибинних електродів реєструє негативність, водночас він же по відношенню до референтного електрода реєструє позитивність (перший канал осцилограми 3, В, коливання ε , δ , e , $ж$) і в значній мірі відображає зміни, що відбуваються по вертикалі кори.

Обговорення результатів досліджень

Майкл і Ейдс (1953) встановили, що в слуховій зоні кори у відповідь на клацання, крім фокуса первинної відповіді з початковою позитивною фазою, є ділянки, де із запізненням на 1—2 мсек, первинно розвивається негативна реакція з наступною позитивною фазою. Перерізання кори між ділянками, де первинно виникають позитивна і негативно-позитивна відповідь, не змінює первинної негативної реакції, але виключає її другу позитивну фазу. Було зроблено висновок, що негативний і позитивний потенціали первинної відповіді різні за своїм походженням і належать до різних структур. Ейлер і Річчі (1958) показали, що в слуховій зоні при подразнюванні медіального колінчастого тіла можна зареєструвати позитивні, позитивно-негативні і негативні викликані потенціали.

В моторній зоні кори К. Кулланда і В. Черніговський (1959) також зареєстрували початково негативний потенціал, що запізнювався на 2—3 мсек, у порівнянні з класичною позитивною первинною відповіддю. Цю негативну відповідь вони назвали ранньою негативною реакцією. В. Черніговський, Р. Дуриньян і С. Зарайська (1961) опублікували складену ними карту розподілу в моторній зоні кори первинних позитивних і ранніх негативних реакцій у відповідь на стимуляцію соматичних нервів. Отже, реєстрація початково негативної реакції в моторній зоні кори на її поверхні не є чимсь новим. У цьому повідомленні показано, що тоді як на поверхні кори розвивається негативний потенціал, по відношенню до референтного електрода, в її глибині, як і у фокусі первинно позитивної відповіді, розвивається негативність, яка набагато перевищує негативність на поверхні кори.

Незважаючи на те, що поверхневий негативний потенціал виникає одночасно з потенціалом, що розвивається між електродами, розташованими по вертикалі кори, це дві різні реакції, що належать різним структурам. Про це свідчить різна реакція цих потенціалів на аноксію, нембутал, охолодження, а також різна їх тривалість.

Мікроелектродні дослідження окремих нервових клітин головного мозку показують, що вони здатні генерувати 200—500 і більше імпульсів на секунду і мають рефрактерний період порядку мілісекунд. Водночас елементи, які беруть участь в утворенні викликаного потенціалу, на друге подразнення, застосоване до того самого нерва, розвивають другий викликаний потенціал не раніше, ніж через 80 мсек. Отже, ці елементи виявляють у певному розумінні рефрактерність, але це не є рефрактерність окремих нейронів. При враховуванні цієї специфічної рефрактерності треба мати на увазі, що появу додаткових коливань через 20—40 мсек після викликаного потенціалу і відсутність помітного взаємного впливу між позитивною фазою викликаного потенціалу і спонтанною хвилею можна пояснити тільки тим, що ці коливання потенціалу виникають у різних системах структурних елементів кори.

Якщо простежити за зміною різниці потенціалів під електродами, розташованими по вертикалі кори, то можна бачити, що негативність

переважає то в гли
вертикалі кори і ц
рокортикограми, щ
поверхнева електр
довного розвитку
кори, в різних гру
грама не є пасивни
тикалі кори, а оче
ментах кори з гори

1. Викликаный
- ЕЕГ виникають в р
2. Поверхнева
- міщення негативнос
- ментів до інших.

Кулланда К. М.
Черниговский
т. 136, № 3, 1961.
Mickle W. a. A.
Li C. Cullen C.
p. 112, 130.
Euler C., a. Ric

Вызванные потенц кору кошки и их о

Лаборатори
им. А. А.

В остром экспери
волочных электродов,
зоны коры, был исслед
ние соматического нер
Оказалось, что при
потенциала, его первой
роотрицательность по
мере к белому веществе
на второе раздражение
ться не раньше чем чер
менты коры, участвующ
период рефрактерны, о
совпадающая с рефрак
рефрактерность, можно
после вызванного потен
связано с деятельностью
вызванного потенциала
заметным воздействием

переважає то в глибині кори, то на її поверхні, тобто переміщається по вертикалі кори і це знаходить своє відображення в поверхневій електрокортикограмі, що відводиться фокально. З цього можна думати, що поверхнева електрокортикограма є насамперед відображенням послідовного розвитку негативності (процесу збудження) на різних рівнях кори, в різних групах її нейронів. Однак поверхнева електрокортикограма не є пасивним відображенням процесів, що відбуваються по вертикалі кори, а очевидно, є результатом одночасної активності в елементах кори з горизонтальною орієнтацією.

Висновки

1. Викликаний потенціал, додаткові коливання і спонтанні хвилі ЕЕГ виникають в різних системах нейронів.
2. Поверхнева електрокортикограма відображає передусім переміщення негативності по вертикалі кори від одних структурних елементів до інших.

ЛІТЕРАТУРА

- Кулланда К. М., Черниговский В. Н., ДАН, т. 128, № 6, 1959.
 Черниговский В. Н., Дуриньян Р. А., Зарайская С. М., ДАН, т. 136, № 3, 1961.
 Mickle W. a. Ades H., J. Neurophysiology, v. 16, 1953, p. 608.
 Li C. Cullen C. L. a. Jasper H., J. Neurophysiology, v. 19, N 2, 1956, p. 112, 130.
 Euler C., a. Ricci F., J. Neurophysiology, v. 21, N 3, 1956, p. 231.

Надійшла до редакції
20.V 1961 р.

Вызванные потенциалы на различных уровнях моторной зоны коры кошки и их отношение к волнам электроэнцефалограммы

В. М. Сторожук

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

Резюме

В остром эксперименте на кошке с помощью множественных проволочных электродов, размещенных на различных уровнях моторной зоны коры, был исследован вызванный потенциал в ответ на раздражение соматического нерва.

Оказалось, что при развитии вызванного начально отрицательного потенциала, его первой фазы, на уровне 1,0—1,5 мм развивается электроотрицательность по отношению к уровням 0,0—0,5 мм и в меньшей мере к белому веществу мозга. Второй вызванный потенциал в ответ на второе раздражение, приложенное к тому же нерву, может развиваться не раньше чем через 80—90 мсек. Следовательно, структурные элементы коры, участвующие в образовании вызванного потенциала, в этот период рефрактерны, однако это — специфическая рефрактерность, не совпадающая с рефрактерностью отдельных нейронов. Учитывая эту рефрактерность, можно предположить, что появление через 20—40 мсек после вызванного потенциала дополнительного колебания должно быть связано с деятельностью иной группы нейронов. Положительная фаза вызванного потенциала не оказывает влияния и сама не подвергается заметным воздействиям со стороны «спонтанных» волн, что тоже мож-

но объяснить развитием этих процессов в различных структурах коры. Показано, что поверхностная электрокортикограмма при определенном расположении электродов может отражать процессы, происходящие по вертикали коры, и сама она, таким образом, является, прежде всего, отражением перемещения отрицательности от одной группы нейронов к другой, с одного уровня коры на другой.

Evoked Potentials at Various Levels of the Motor Zone of the Cat Cortex and Their Relation to Electroencephalogram Waves

V. M. Storozhuk

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

Summary

The evoked potential in response to stimulation of the somatic nerve was investigated in an acute experiment on a cat by means of numerous wire electrodes inserted at various levels of the motor cortex. It is shown that the evoked potential, additional ascillations and spontaneous electroencephalogram waves appear in various neuron systems. It may be assumed that the electrocorticogram reflects, first of all, the translocation of negativity in a direction perpendicular to the cortex surface from some structural elements to others.

Про деякі в

Лабораторія елект

У 1924 р. Д. С. В. як феномен Воронцов ливості і провідності жуть бути усунені ан чення збудливості і пр чезію та амонію, усу провідності і збудлив ліквідуються катодом іонів калію, рубідію, схожий. Дія іонів лу
Результати дослід на клітинну мембрану заних вище одновалент Катод, впливаючи на ж вати її збудливість, ал збудливість. Це пригні ноземельних металів само діє анод постійно
Досліди Воронцова новити втрачену функці
Погляди Воронцова явищі збудливості, що с му, дістали блискуче пі
Катіони, які вплива ють деполяризацію мем Це пов'язують з тим, ш Найбільш близькі власт
Доведено, що й іон явищах, що відбуваютьс описали особливості розг локнами й оточуючим ро волокон помірно проникн гера хлориду калію веде редині м'язових волокон сті KCl.
За даними Едріана протягом чотирьох годин KCl, викликало підвищен