

Первинні викликані потенціали між різними рівнями первинної слухової зони кори головного мозку

О. Ф. Дембовецький

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

Первинні викликані потенціали, що виникають в корі головного мозку з найменшим прихованим періодом під впливом специфічного подразника, привертають увагу дослідників, як самий перший прояв збудження кори, викликаного аферентними імпульсами. За пропозицією Д. С. Воронцова ми порівнювали електропотенціали, що виникають одночасно між різними рівнями кори для того, щоб встановити, на якій глибині кори у відповідь на звуковий поштовх вперше виникає збудження. Аналогічні дослід у моторній зоні кори проведені Сторожуком (1962).

Методика досліджень

Дослідження проведені на 33 кішках, наркотизованих нембуталом (35—40 мг/кг). Пучок тонких (50 мк) відвідних електродів занурювали у передньому відділі середньої ектосильвієвої закрутки кори так, щоб їх сприймаючі поверхні (поперечні зрізи) були розташовані на різних рівнях кори головного мозку. Відведені потенціали реєстрували на фотоплівці чотириканальним підсилювачем змінного струму і чотиришлейфним осцилографом.

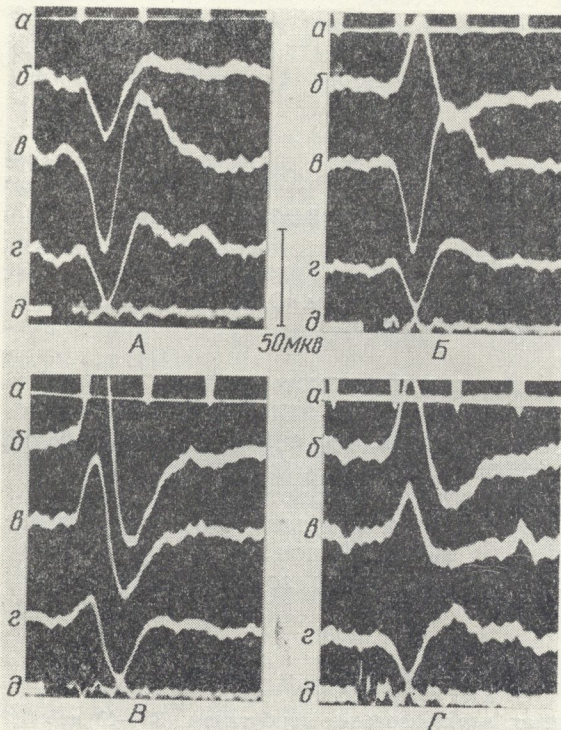
Результати досліджень

Між різними рівнями кори в центрі первинної слухової зони виникає викликаний потенціал через 9—10 мсек після звукового поштовху. Такий короткий прихований період цього потенціалу дозволяє віднести його до первинних викликаних потенціалів (п. в. п.). Полярність першої (I) фази цього п. в. п. свідчить про негативність глибини кори (0,5 мм—2,0 мм) до поверхні кори, а другої (II) — про негативність поверхні кори до глибини кори. Амплітуда п. в. п. коливається від кількох до десятків мікрівольт.

На рисунку, А зображені потенціали, що виникають між поверхнею кори (0,0) та глибинами 0,5 мм (б), 1,2 мм (в) і 1,8 мм (г). I фаза цих п. в. п. вказує на те, що поверхня кори через 10 мсек після поштовху стає позитивною до глибин кори: найбільше до рівня 1,2 мм (в) — 50 мкв і найменше до рівня 0,5 мм (б) — 25 мкв. II фаза цих потенціалів вказує на негативність поверхні кори до глибин кори: більше до рівня 1,2 мм (в) — 25 мкв і менше до рівня 0,5 мм (б) — 5 мкв.

На рисунку, Б наведені п. в. п. глибини кори 0,5 мм щодо поверхні кори (б), до глибини 1,2 мм (в) і до глибини 1,8 мм (г). На цих електрограмах видно, що через 10 мсек після застосування подразника рі-

вень кори 0,5 мм у I фазі п. в. п. до поверхні кори (б) стає негативним, а до інших глибин — позитивним, але до глибини 1,2 мм (в) більше (40 мкв), ніж до глибини 1,8 мм (г) — 20 мкв. У II фазі цього потенціалу рівень кори 0,5 мм до поверхні кори позитивний, а до інших



Гострий дослід 4/5-62 р. Первинні викликані потенціали у стані наркозу між різними рівнями кори в передньому відділі середньої екто-сильвієвої закрутки кішки на звуковий поштовх негативність під першим у парі електродом відхиляє промінь вгору:

а — відмітка часу — 20 мсек; б — відмітка звукового поштовху.
 А: б — 0,0—0,5 мм; в — 0,0—1,2 мм; г — 0,0—1,8 мм.
 Б: б — 0,5—0,0 мм; в — 0,5—1,2 мм; г — 0,5—1,8 мм.
 В: б — 1,2—0,0 мм; в — 1,2—0,5 мм; г — 1,2—1,8 мм.
 Г: б — 1,8—0,0 мм; в — 1,8—0,5 мм; г — 1,8—1,2 мм.
 Інші позначення в тексті.

до глибини 0,5 мм (в) — 5 мкв і негативний до рівня 1,8 мм (г).

Отже, порівнюючи п. в. п., які виникають між різними рівнями кори, можна бачити, що ці потенціали мають деякі загальні властивості (однакові приховані періоди тривалості I фази — 15 мсек і тривалість її низхідних та висхідних частин), які свідчать про те, що ці потенціали зумовлені негативністю у глибині кори. На це вказує той факт, що поверхня кори (А, в), глибини кори 0,5 мм (Б, в) і 1,8 мм (Г, г) через однакові проміжки часу стають найбільш позитивними до рівня 1,2 мм, який у свою чергу до них негативний (В).

Але негативність виникає не лише на глибині 1,2 мм, а й на глибинах 0,5 мм і 1,8 мм (Б, г; Г, в). Тільки на глибині 1,8 мм виникає негативність, яка менша, ніж на глибині 1,2 мм. Це підтверджується тим, що поверхня кори до глибини 0,5 мм менш позитивна — 25 мкв, ніж до глибини 1,8 мм — 30 мкв (А, б, г), що глибина 1,2 мм до глибини 1,8 мм

глибин негативний: до рівня 1,2 мм (в) більше (20 мкв), ніж до рівня 1,8 мм (7 мкв).

При дослідженні п. в. п. між глибиною 1,2 мм та глибинами 0,5 мм; 1,8 мм і поверхнею кори (В) виявилось, що через 10 мсек після поштовху рівень кори 1,2 мм у I фазу п. в. п. стає негативним до всіх рівнів, але найбільше до поверхні кори (б) і найменше до рівня кори 1,8 мм (г). У II фазу потенціалу рівень 1,2 мм позитивний до цих рівнів, причому до поверхні кори (б) більше (50 мкв), а до рівня 1,8 мм (г) менше — 25 мкв.

Потенціали, зображені на рисунку, Г, відведені з глибини 1,8 мм і з поверхні кори (б) та з глибин 0,5 мм (в) і 1,2 мм (г). Через 10 мсек після звукового поштовху рівень кори 1,8 мм у I фазі п. в. п. більш негативний до поверхні кори (б) — 45 мкв, ніж до глибини 0,5 мм (в) — 30 мкв і позитивний до глибини 1,8 мм (г). У II фазі цього потенціалу рівень кори 1,8 мм більш позитивний до поверхні кори (б) — 20 мкв, ніж

менш негативна до глибини 1,2 мм (в). Це збільшення I фази нести лише за рахунок опору, виниклого при рівнем 0,5 мм (в), що приводить до висхідної частини, яка ще негативна до глибини 1,2 мм (в).

Отже, на графіку максимум на графіку, що максимум на графіку, що вона до во- позитивні до поверхні кори і в II фазі були б син- того, можна було б, що, ніж в А, г і Б, бина кори 1,2 мм, глибини 1,8 мм, а зують, що в II фа- менша, ніж на по- 0,5 мм у II фазу п. (Г, г; Б, г) і глиби- глибини 1,8 мм (В, 0,5 мм негативність 1,2 мм або вільний на інших рівнях. Н- цеси, які зумовлюю- таях, тому що п. в- вості. Це насампере- них і низхідних час- верхівки окремих п- вбік щодо інших. Я- не мало б своїх осо- вими властивостями

Крім того, п. в. п. при виникненні п. в. п. в. п., надаючи їй коливань вказують «спонтанні» коливання, які не змінюються. В інших випадках «спонтанні» коливання

Об

Беручи до уваги кори (Мерінг, 1953; лом негативності у г- го або деполаризації величина гіперполяри- сів менша, ніж depo-

менш негативна (20 мкв), ніж до глибини 0,5 мм — 40 мкв (*B, в, г*). Різке збільшення I фази в *B, б* і *Г, б* порівняно з *B, г* і *Г, в*, яке важко віднести лише за рахунок незначного збільшення міжелектродної відстані та опору, виникнення відносно великого потенціалу між поверхнею кори та рівнем 0,5 мм (*A, б*) — 25 мкв, який трохи менший ніж в *A, г* — 30 мкв, приводить до висновку, що на глибині 0,5 мм теж виникає невелика негативність, яка ще менша, ніж на глибині 1,8 мм, тому що глибина негативна до глибини 0,5 мм (*B, г; Г, в*).

Отже, на глибині кори 0,5 мм — 1,8 мм виникає негативність з максимумом на глибині 1,2 мм. Аналізуючи II фазу п. в. п., можна вважати, що максимум негативності відзначається на поверхні кори, тому що вона до всіх рівнів кори негативна (*A*), а рівні кори найбільш позитивні до поверхні кори (*B, б; B, в; Г, б*). Тривалість другої фази та її низхідних і висхідних частин мінлива. Це свідчить про те, що потенціал у II фазі не може бути зумовленим лише негативністю на поверхні кори і відсутністю негативності в глибині кори, тому що якби негативність існувала лише на поверхні кори, то всі потенціали у II фазі були б синхронними в часі, проте ми цього не відзначали. Крім того, можна було припустити, що II фаза в *A, в* і *B, в* повинна бути меншою, ніж в *A, г* і *B, г*, а не більшою, як це видно на рисунку; та що глибина кори 1,2 мм, як ближча до поверхні, повинна бути негативною до глибини 1,8 мм, а не позитивною, як в *B, г* і *Г, г*. Тобто ці факти показують, що в II фазі п. в. п. на глибині 1,8 мм теж є негативність, яка менша, ніж на поверхні кори. Оскільки між глибинами кори 1,8 мм і 0,5 мм у II фазу п. в. п. виникає відносно малий потенціал — 7—10 мкв (*Г, г; Б, г*) і глибина 1,2 мм більш позитивна до глибини 0,5 мм, ніж до глибини 1,8 мм (*B, в, г*), можна вважати, що в II фазі п. в. п. на рівні 0,5 мм негативність трохи більша, ніж на глибині 1,8 мм. І лише рівень 1,2 мм або вільний від негативності, або негативність тут менша, ніж на інших рівнях. Наведені електрограми свідчать ще і про те, що процеси, які зумовлюють негативність в корі, відрізняються в окремих деталях, тому що п. в. п. крім загальних мають ще й індивідуальні властивості. Це насамперед стосується того, що тривалість II фази та її висхідних і низхідних частин мінлива у потенціалів, відведених одночасно, що верхівки окремих перших фаз п. в. п., відведених одночасно, зміщені вбік щодо інших. Якби виникнення негативності на різних рівнях кори не мало б своїх особливостей, то відведені потенціали були б з однаковими властивостями.

Крім того, п. в. п. свідчать про те, що ті «спонтанні» коливання електричної активності кори, які залишаються помітними під час наркозу, при виникненні п. в. п. зникають і з'являються лише наприкінці II фази п. в. п., надаючи їй хвилеподібного вигляду. Такі зміни «спонтанних» коливань вказують на існування зв'язку між процесами, що зумовлюють «спонтанні» коливання і п. в. п., які переважають, тому що майже не змінюються. В іншому разі п. в. п. були б завжди деформовані «спонтанними» коливаннями.

Обговорення результатів досліджень

Беручи до уваги радіальну орієнтацію більшості (80%) нейронів кори (Мерінг, 1953; Лоренте де Но, 1943) можна вважати, що джерелом негативності у глибині кори може бути гіперполяризація верхнього або деполяризація нижнього кінця нейронів. Зважаючи на те, що величина гіперполяризації мембран при збудженні гальмівних синапсів менша, ніж деполяризації при активації збуджувальних синапсів,

слід вважати, що в звичайних умовах, коли активуються всі синапси, негативність переважатиме (Грундфест, 1958). Автор декларує можливість ізольованого збудження гальмівних синапсів, яке можна виявити, якщо на поверхню кори вплинути ГАМК (гамма-аміномасляною кислотою), що на його думку блокує збуджувальні синапси. Проте останнім часом доведено, що ГАМК на синаптичну передачу діє неспецифічно (Біндман та ін., 1962; Скок і Семенюк, 1963). Якщо ж при монополярному відведенні під час I фази п.в.п. занурювати у кору «активний» електрод, він, починаючи з глибини 0,3—0,5 мм, відводить негативність, яка досягає максимуму на глибині 1,0—1,5 мм і при дальшому заглибленні електрода зменшується (Ройтбак, 1955; Амасьян, 1954; Ейлер і Річчі, 1958; Катсуки та ін., 1958). Цей потенціал пов'язують із збудженням, викликаним аферентними імпульсами. З цих самих глибин мікроелектродом відводять розряди нейронів, що змінюють свою ритміку при подразненні (Лі та ін., 1956; Маунткастл, 1957; Бремер, 1958). Морфологічно ці глибини кори відповідають II—V шарам її, причому у III—IV шарі зосереджена більшість аферентних специфічних волокон, а у II та V шарі кори їх значно менше (Лоренте де Но, 1943). Отже є всі підстави вважати, що та негативність, яка спостерігається у наших дослідах на глибині кори 0,5—2,0 мм у I фазу п.в.п., зумовлена виникненням збудження, максимум якого припадає на місце найбільшого скупчення аферентних волокон.

Тими ж дослідженнями із занурюванням «активного» електрода було доведено, що негативність поверхневих шарів кори, яку ми спостерігали у II фазі п.в.п., зумовлена виникненням збудження поверхневих елементів кори, більшу частину яких становлять апікальні дендрити. З літератури відомо, що збудження поверхні кори більш мінливе, ніж у глибині кори, це ж саме відзначили й ми, коли звертали увагу на те, що II фаза п.в.п. більш мінлива, ніж I. Крім того, з наведених нами електрограм видно, що рівень кори 1,8 мм у II фазі п.в.п. негативний до рівня 1,2 мм (місця максимуму негативності у I фазу), тобто негативність у глибині кори у II фазу п.в.п. на деяких рівнях є, але менша, ніж на поверхні. Оскільки у літературі більше йдеться про п.в.п., відведені монополярно, на це явище майже не звертали уваги. Але з цих п.в.п. видно, що позитивний (+) потенціал у II фазу п.в.п. на глибині кори 1—1,5 мм (де відводили максимум негативності у I фазу) більший, ніж на глибинах нижче 1,5 мм (Буреш та ін., 1962; Лі та ін., 1956). Зменшення позитивного потенціалу на цих глибинах відбувається, на нашу думку, тому, що вони відповідають V—VI шару кори, де вже є нейрони, що активуються імпульсами, які надійшли не по аферентних волокнах, а по аксонах III—IV шару, які рідко залишають межі кори (Кріг, 1942), і нейрони, в яких у II фазу п.в.п. вже активуються апікальні дендрити. Тобто «активний» електрод одночасно розташований і біля «джерела», і біля «стоку» (Костюк, 1960) струму, що виникає між збудженою і незбудженою частиною нейрону. І якщо «джерело» в місці відведення переважає, то відводиться позитивний потенціал, але зменшений впливом «стоку». На глибині ж 1,0—1,5 мм є тільки нейрони, у яких активовані апікальні дендрити, тобто які мають лише «джерело» струму, тому звідси відводиться більший позитивний потенціал. Отже, менш позитивний до референтного електрода рівень кори нижче 1,5 мм повинен бути негативним до більш позитивного рівня 1,0—1,5 мм, що видно з рисунка, Г, г. Отже виходить, що збудження у II фазі п.в.п. передається не лише до поверхні кори, але й до глибинних шарів кори (Ройтбак, 1955; Воронцов, 1958; Амасьян, 1953). Наша думка про те, що індивідуальні властивості п.в.п.

у наших дослідах тобто збудження, ронцова (1957, 19), електричне подраз вати особливості кори»; крім того, нями Сторожука (Наші дані що годжуються з при коркових елементів танних» коливання

1. Перша фаза зумовлена збудженням аферентними імпульсами 1,5 мм.

2. Друга фаза збудження у радіально більш, ніж глиб

3. Першій і другій фазі перебігом збудження у фазу менш мінливу

4. П.в.п. і «співвідношення» вих або тісно пов'язані

- Воронцов Д. С., Жорданов В. П., 1958, с. 286.
Костюк П. Г., Микрорегуляція нервової діяльності, М., 1958.
Меринг Т. А., Архив Ройтбак А. И., Биол. журн., 1955.
Скок В. И. и Семенин В. П., Докл. Акад. Наук СССР, 1963, с. 105.
Сторожук В. М., Автореферат диссертации, Киев, 1955.
Буреш И., Петранович М., Гигиенические исследования, 1955.
Amassian V. E., EEG and clinical Neurophysiology, N 1, 1962, p. 105.
Bremer F., Physiol. Rev., 1957, 37, 1.
Euler C. a. Ricci C., Ann. N.Y. Acad. Sci., 1958, 102, 1.
Grundfest H., Fed. Proc., 1958, 17, 1.
Krieg W., Functional Neurophysiology, Li C.-L., Cullen C., Lorente de No R., in: The Neurosciences, N 1, p. 284.
Mountcastle V. B., J. Neurophysiol., 1957, 20, 1.
Tunturi A. R., Am. J. Physiol., 1957, 192, 1.

у наших дослідках зумовлені особливостями виникнення негативності, тобто збудження, на різних рівнях кори, збігається з точкою зору Воронцова (1957, 1958), який довів, що навіть відповідь кори на пряме електричне подразнення не можна вірно зрозуміти, якщо не враховувати особливості «організації нейронних елементів у кожній частині кори»; крім того, ці дані підтверджуються аналогічними спостереженнями Сторожука (1962).

Наші дані щодо зв'язку п.в.п. із «спонтанними» коливаннями узгоджуються з припущеннями Тунтірі (1959) про те, що певна частина коркових елементів може брати участь у коливаннях п. в. п. і у «спонтанних» коливаннях.

Висновки

1. Перша фаза п.в.п. між різними рівнями слухової зони кори зумовлена збудженнями у глибині кори 0,5—2,0 мм, викликаним аферентними імпульсами. Найбільше збудження виникає на глибині 1,0—1,5 мм.

2. Друга фаза п. в. п. зумовлена переміщенням максимуму збудження у радіальному напрямку. Поверхня кори при цьому збуджується більше, ніж глибинні шари кори.

3. Перший і другий фазам цих п.в.п. властиві особливості, зумовлені перебігом збудження на кожній з глибин кори. Збудження у першу фазу менш мінливе, ніж у другу.

4. П. в. п. і «спонтанні» коливання зумовлені збудженням в однакових або тісно пов'язаних структурах кори.

ЛІТЕРАТУРА

- Воронцов Д. С., Журн. высш. нерв. деят., т. VII, в. 6, 1957, с. 929; т. VIII, в. 2, 1958, с. 286.
Костюк П. Г., Микроэлектродная техника, Киев, 1960.
Меринг Т. А., Архив анат., гистол. и эмбриол., т. XXX, № 5, 1963, с. 61.
Ройтбак А. И., Биоэлектрические явления в коре больших полушарий, Тбилиси, 1955.
Скок В. И. и Семенюк Е. А., в сб. «Электрофизиология нервной системы», Ростов-на-Дону, 1963, с. 349.
Сторожук В. М., Автореферат дисс., Киев, 1962.
Буреш И., Петрань М., Захар И., Электрофизиологические методы в биологических исследованиях, Москва, 1962.
Amassian V. E., EEG Clin. Neurophysiol., v. 5, N 3, 1953, p. 415.
Bindman L. I., Lippold O. C. J. a. Redfearn J. W. T., J. Physiol., v. 162, N 1, 1962, p. 105.
Bremer F., Physiol. Rev., v. 38, N 3, 1958, p. 357.
Euler C. a. Ricci G. F., J. Neurophysiol., v. XXI, N 3, 1958, p. 231.
Grundfest H., Fed. Proc., v. 17, 1958, p. 1006.
Krieg W., Functional Neuroanatomy, Philadelphia, 1942.
Li C.-L., Cullen C. a. Jasper H. H., J. Neurophysiol., v. XIX, N 2, 1956, p. III.
Lorente de No R., in «Physiology of Nervous System» by J. Fulton, Oxford, 1943, p. 284.
Mountcastle V. B., J. Neurophysiol., v. XX, N 4, 1957, p. 408.
Tunturi A. R., Am. J. Physiol., v. 197, N 5, 1959, p. 1141.

Надійшла до редакції
10.X 1963 р.

Первичные вызванные потенциалы между разными уровнями первичной слуховой зоны коры головного мозга

О. Ф. Дембовецкий

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

Резюме

У кошки в переднем отделе средней эктосильвиевой извилины погружался пучок тонких (50 мк) электродов так, чтобы их восприимчивые поверхности располагались на разных уровнях коры. В результате анализа первичных потенциалов на щелчок, отведенных между разными уровнями коры, установлено, что возбуждение на щелчок сначала возникает на глубине коры 0,5—2,0 мм с максимумом на глубине 1,0—1,5 мм, а потом максимум перемещается к поверхности коры, причем возбуждение поверхности коры более изменчиво, чем возбуждение в глубине коры; возбуждению на разных уровнях коры свойственны свои особенности.

Так как возбуждение при вызванном потенциале подавляет «спонтанные» колебания, сделан вывод о том, что оба вида этих колебаний обусловлены возбуждением в одних и тех же или близко между собой функционально связанных структурах и что первичные потенциалы при этом играют ведущую роль.

Primary Evoked Potentials between Various Levels of the Primary Auditory Cortex

O. F. Dembnovetsky

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

Summary

A bundle of thin (50 μ) electrodes were inserted into the anterior part of the ectosylvian gyrus so that their receiving surface is located at various levels of the cortex (cortical surface, 0.5, 1.2, 1.8 mm below the surface). As a result of an analysis of the primary potentials, led off between different levels of the cortex, it was found that excitation first arises at a depth of 0.5—2.0 mm below the cortical surface with a maximum at 1.0—1.5 mm; afterwards the maximum moves to the surface, the excitation of the cortical surface being more variable than that occurring below it. At various depths the excitation has its own peculiarities.

Since the excitation with an evoked potential depresses the «spontaneous» wave, the conclusion is drawn that both forms of these waves are due to excitation in the same or related functionally connected structures, the primary potentials playing an important part.

Фізіологічна х

Лабораторія біології і
та ек

Літературні дані
чого віку дуже обме
Ми досліджува
та осіб похилого в
ми вивчали електр
хронаксію.

Дослідження прове
90 років, з них 40 осіб
(15 чоловіків і 15 жінок)

Величину тонусу м'
ня провадили в стані с
м'язів плеча, чотириголо
Реобазу і хронаксі
ICE-01. Не спиняючись
принцип його роботи від
жані нами величини ре
Уфлянд, Марков та ін.).

Реобазу і хронаксі
головного і триглогового м'
і міжкісткових м'язів ки
і литкового м'язів і довго
При дослідженні ел
каналів шлейфного осци
від таких м'язів: двогол
рук, двоголового і чотир
кового м'язів. На дослід
сферичні срібні електрод

Фотореєстрацію про
розслабленні. Момент по
лом згинати або розгина

При клінічному
прояви нечітко вира
ні рухової сфери у
недостатність, яка пр
шенням їх амплітуди
зміною ходи. Таке з
деякого згладжуванн
рі триматись. Рефле