Some Peculiarities of the Electric Reactions, Submicroscopic Organization and Enzymatic Activity of the Cerebral Cortex (Visual Region) during Stimulation of the Reticular Formation of the Stem

R. R. Velikaya, T. N. Oleinikova, O. A. Khomutovsky, L. F. Burchinskaya

Laboratory of neurophysiology, neurology and morphology of the nervous system of the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

Summary

Parallel investigations were conducted on electric reactions, the state of the submicroscopic structures and the enzymatic activity of various neurons of the visual region of the cerebral cortex of rabbits on stimulating the retina with light and on electrical stimulation of the reticular formation of the mesencephalon.

On the basis of the capacity of the neurons to react to specific and non-specific stimulation the inference is drawn as to convergence of efferent pathways of both types to the same cortical neurons.

Electrophysiological and morphohistochemical studies revealed a rise in the functional activity level of the cerebral cortex, on the background of which there occurs intensification of both positive and inhibitory reactions of various neurons to specific stimuli.

ФІЗІОЛОГІЧНИЙ ЖУРНАЛ АКАДЕМІЇ НАУК УКРАЇНСЬКОЇ РСР, 1966, т. XII, № 2

Первинні відповіді різних ділянок слухової зони кори наркотизованих кішок

О. Ф. Дембновецький

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

При біполярному відведенні первинних відповідей (ПВ) від різних глибин моторної [9] та первинної слухової зон [4] кори виявилося, що під час виникнення ПВ найбільша негативність виникає спочатку у глибині кори, а потім на її поверхні. В зв'язку з цим виникло питання, чи змінюватимуться у якісному відношенні ці ПВ при дослідженні їх у різних місцях первинної слухової зони кори, а саме: у передній, середній та задній частині середньої ектосільвієвої закрутки.

Досліди провадились на наркотизованих нембуталом кішках. В хронічному досліді ми не мали можливості переставляти з місця на місце відвідні електроди. Крім того, у ненаркотизованих кішок спонтанні коркові електроколивання, які набагато зменшуються при наркозі, у деякій мірі змінюють [1, 8, 16] форму ПВ (особливо другу фазу) і тим самим заважають їх вивченню.

Результати досліджень

Як виявилось в результаті проведених дослідів, ПВ при звуковому подразненні кішки найбільш часто виникають у передньому відділі досліджуваної закрутки (центрі первинної слухової кори за Г. Ейдс [12]).

В інших місцях закрутки ПВ у звичайних умовах (тобто без змочування кори мозку в місці відведення розчином стрихніну) спостерігаються не у кожному досліді. При стрихнінізації у середньому та задньому відділі закрутки ПВ виявляються частіше і можуть при цьому мати більший розмір, ніж потенціали нормальної кори. В тих же дослідах, де ПВ виникали на всьому протязі закрутки в звичайних умовах, ми не виявили істотних змін у часі виникнення негативності на різних глибинах кори, у характері пересування цієї негативності по вертикалі кори тощо.

ПВ у різних місцях закрутки звичайно виникають з однаковим прихованим періодом і мають двофазний вигляд з краще або гірше вираженою другою фазою.

Полярність першої фази потенціалів, відведених біполярно від різних глибин кори, свідчить про негативність глибини 0,5—2,0 *мм* до поверхні кори. Найбільша негативність при цьому виявляється на глибині 1,0—1,5 *мм*. Полярність другої фази вказує на негативність поверхні кори до її глибин і негативність глибин 1,5—2,0 *мм* до глибин 1,0—1,5 *мм*.

ПВ, відведені монополярно з поверхні і глибин кори, підтверджують ці висновки. Під час першої фази цих ПВ негативність виявляєть-

ся на глибині 0,5—2,0 *мм* з максимумом на глибині 1,0—1,5 *мм*, у другу ж фазу негативність, більша ніж на глибинах 0,5—1,0 *мм* і 1,5—2,0 *мм*, виявляється на глибинах 1,0—1,5 *мм*. Амплітуда цих ПВ коливається від кількох до десятків мікровольт і незакономірно змінюється на протязі закрутки. Іноді виникає і третя фаза, яка полярністю схожа на першу фазу ПВ.

На рис. 1 наведені електрограми, одержані у передньому (*1*), середньому (*2*) та задньому (*3*) відділі середньої ектосільвієвої закрутки в одному з таких дослідів без застосування стрихніну. На електрограмі *А* потенціали біполярно відведені з глибини кори 0,5 *мм* та з її поверхні (*б*), з глибини 0,5 *мм* і 1,0 *мм* (*в*); з глибини 0,5 *мм* і 1,5 *мм* (*г*); а на *Б* — з глибини кори 1,5 *мм* і з її поверхні (*б*), з глибини 1,5 *мм* і 0,5 *мм* (*в*) і з глибини 1,5 *мм* і 1,0 *мм* (*г*). Електрограми, одержані при інших відведеннях (тобто при іншому підключенні до підсилювача відвідних електродів), не розглядаються, а докладний опис ПВ при різних відведеннях зроблено у раніше опублікованій статті [4].

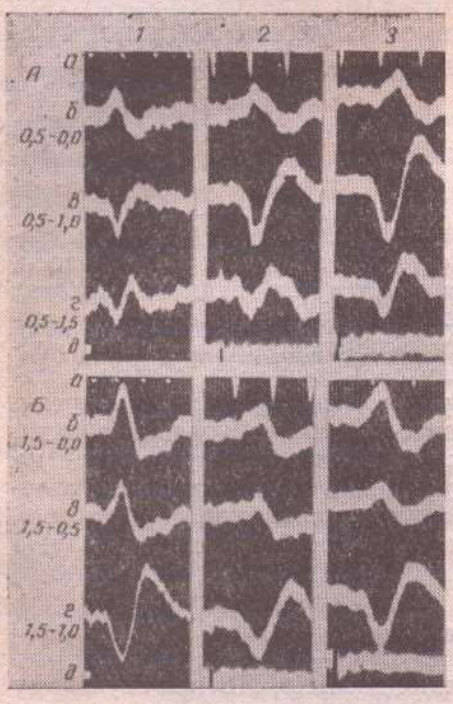

Рис. 1. Дослід від 22.V 1962 р. Первинні відповіді різних місць первинної слухової зони, відведені біполярно:

а — відмітка часу (20 *мсек*); *б, в, г* — промінь, яким було зареєстровано потенціал електродами, глибина розташування яких у цьому досліді визначається (приймаючи її поверхню за 0,0) цифрами; *д* — відмітка подразнення. Негативність під першим із зазначених у корі електродом відхиляє промінь угору; відстань від *а* до *д* — дорівнює 150 *мкв*.

Потенціали на рис. 1 свідчать, що через 15 *мсек* після подразнення глибина кори 0,5 *мм* на всьому протязі закрутки в першу фазу ПВ негативна до поверхні кори (*А, б*) і позитивна до глибини 1,0 *мм* (*А, в*) більше, ніж до глибини 1,5 *мм* (*А, г*). Під час другої фази глибина 0,5 *мм* позитивна (*А, б*) до поверхні кори і негативна до глибини 1,0 *мм* (*А, в*) більше, ніж до глибини 1,5 *мм* (*А, г*). У відповідності з ПВ на електрограмі *А* потенціали на *Б* в свою чергу вказують, що глибина 1,5 *мм* в першу фазу (також через 15 *мсек* після дії подразника) до поверхні кори (*Б, б*) негативна більше, ніж до глибини 0,5 *мм* (*Б, в*), і позитивна до глибини 1,0 *мм* (*Б, г*), а під час другої фази — навпаки. Тривалість першої фази потенціалів з різних місць закрутки (електрограми *1*, *2* і *3*) також однакова і становить приблизно 20 *мсек*, тривалість другої фази на протязі закрутки змінюється, але незакономірно.

Виходячи із співвідношення між полярністю і величинами ПВ, можна бачити, що найбільша негативність під час першої їх фази на протязі всієї закрутки у цьому досліді здійснюється на глибині 1,0 *мм*, а другої на поверхні кори. Якби негативність виникала лише на глибині 1,0 *мм*, тоді між глибинами 0,5 *мм* і 1,5 *мм*, що однаково віддалені від глибини 1,0 *мм*, не повинен був виникати потенціал, який видно на *А, г* і *Б, в*. Отже, і на глибині 1,5 *мм* є негативність, яка однак менша, ніж на глибині 1,0 *мм*. Чи є негативність на глибині 0,5 *мм*,

дізнатись важко, тому що глибина 1,5 *мм* до глибини 0,5 *мм* могла бути негативною і тоді, коли негативність є тільки на глибині 1,5 *мм* і тоді, коли негативність на глибині 1,5 *мм* більша, ніж на глибині 0,5 *мм*. З'ясувати це можна з допомогою монополярного відведення ПВ, про яке мова йтиме далі.

Під час другої фази ПВ на глибині 1,5 *мм* також є негативність і вона тепер менша, ніж на поверхні кори.

Таким чином на всьому протязі закрутки у одночасно виникаючих ПВ не змінюються полярність і співвідношення між величинами фаз, зумовлених виникненням на глибині кори 1,0 *мм* найбільшої негативності і пересуванням її по вертикалі кори.

У цих потенціалів незакономірно змінюється лише величина їх фаз. Наприклад, на *А, б* потенціали приблизно однакові, а на *А, в* і *А, г* вони найменші на *1* і найбільші на *3*. На *Б* картина вже інша: ПВ загалом менші на *2* і однакові на *1* та *3*, але ПВ на *в Б*, *2* і *в Б*, *3* майже не відрізняються одна від одної.

Таким чином потенціали на рис. 1 свідчать, що процеси, які їх зумовлюють, однакові для всієї первинної слухової кори, і тому ПВ, біполярно відведені від різних глибин різних частин первинної слухової зони кори, якісно не змінюються залежно від місця відведення.

З метою з'ясування, чим же зумовлена негативність (під час першої фази ПВ) і позитивність (під час другої фази) глибин кори 1,0—1,5 *мм* до її поверхневої частини і до глибин 1,5—2,0 *мм* ПВ досліджувались монополярно. Відвідні електроди, поверхневі і глибинні, підключалися до входу підсилювача у парі з віддаленим референтним електродом.

Вважають, якщо активний електрод по відношенню до референтного електрода відводить негативний потенціал, то під цим електродом виникає збудження [15], тому що під ним знаходиться стік [6] струму. А позитивний потенціал вказує, що активний електрод знаходиться біля джерела струму, і збудження під ним не виникає. Крім того, монополярне відведення ПВ дає відповідь про існування паралелізму між моно- і біполярно відведеними ПВ.

На рис. 2 наведені електрограми, одержані в різних місцях закрутки (*1, 2, 3*) при вказаному вище підключенні відвідних електродів до входу підсилювача в тому ж досліді, що й електрограми (рис. 1). На *А* потенціали відведені монополярно з поверхні кори (*б*) із її глибини 0,5 *мм* (*в*) і 1,0 *мм* (*г*); на *Б* — з глибин 0,5 *мм* (*б*), 1,0 *мм* (*в*) і 1,5 *мм* (*г*).

На поверхні кори *А, б* при цьому на протязі всієї закрутки виникають добре відомі в літературі [3, 8, 16] початково-позитивні ПВ з прихованим періодом близько 15 *мсек*, тобто з такою ж латентністю, що й ПВ на рис. 1. Полярність їхньої першої фази вказує, що джерело струму знаходиться під активним електродом і при цьому збудження на поверхні кори відсутнє. Друга фаза свідчить, що стік струму і збудження знаходяться тепер на поверхні кори. Перша фаза цих ПВ, як і у ПВ на рис. 1, триває близько 20 *мсек* і величина її збільшується в напрямку *1—3*, їх друга фаза на *б, А1* триває менше, ніж на *б А2* і *б, А3*, а розмір її на *б А1* і *б А2* однаковий і обидві вони менші, ніж на *б А3*. Таким чином початково-позитивні ПВ якісно не змінюються залежно від місця відведення на протязі закрутки; незакономірно змінюється лише їх величина і тривалість другої фази.

Полярність ПВ, відведених монополярно з глибини 0,5 *мм* (*Б, в* і *В, б*), вказує, що на цій глибині спочатку (перша фаза ПВ) виявляється джерело, а потім (друга фаза) стік струму. Отже, у цьому досліді

на глибині кори 0,5 *мм* у другу фазу ПВ негативність мабуть не виникає (порівняно з ПВ на рис. 1). В інших дослідах з цієї глибини починають реєструватись невеликі початково-негативні потенціали ПВ на *А, в* рис. 2, схожі на поверхневі ПВ (*А, б*), проте вони набагато менші, ніж ПВ на *А, б*. Це вказує, що процеси, які зумовлюють ПВ, на глибині 0,5 *мм* на протязі всієї закрутки виражені менше, ніж на поверхні кори.

У порівнянні з поверхневими полярність ПВ, відведених з глибини 1,0 *мм* (*А, г* і *Б, в*), перекрутилась. Прихований період і тривалість

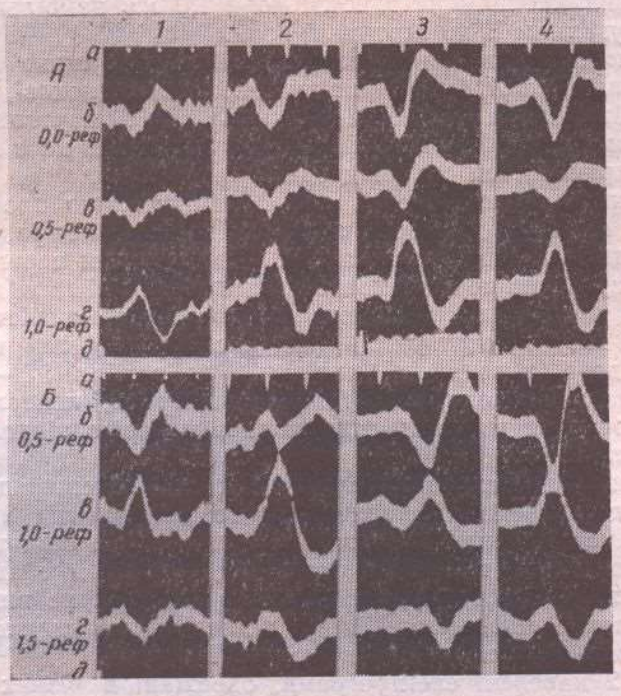

Рис. 2. Первинні відповіді різних місць первинної слухової зони кори, відведені монополярно.

Реф.— референтний електрод. Інші позначення такі ж, як на рис. 1 або у тексті.

першої фази цих ПВ не змінилися. Тільки величина їх збільшилася майже удвоє і на протязі закрутки змінюється незакономірно. Наприклад, перша фаза ПВ на *А, г* збільшується в напрямку *1—3*, а на *Б, в* перша фаза найбільша у *2*, а найменша у *3*. Друга фаза на *А, г* майже не змінюється, а на *Б, в* найбільша у *2*. Незакономірні зміни величини ПВ, відведених і з інших глибин, свідчать, що ці зміни не дуже залежать від розташування відвідних електродів у різних місцях слухової кори.

Можна було б припустити, що на ці зміни якось впливає референтний електрод. Відомо, що головним недоліком монополярного відведення є те, що всі елементи мозку, які знаходяться між відвідними електродами, передають їм свої потенціали у відповідності з місцем свого розташування відносно них. Тому зміни потенціалів не завжди можуть бути зумовлені процесами, що відбуваються під активним електродом [2, 5, 10].

У наших дослідах референтний електрод звичайно розташовувався на кістках лобної пазухи і вважався індиферентним, тому що його

переміщення в інші місця істотно не впливало на форму ПВ. При цьому спостерігалися лише незакономірні зміни їх величини, які відзначалися при знаходженні цього електрода на одному місці. Для прикладу на електрограмах *А4* і *Б4* рис. 2 наведені ПВ при розташуванні референтного електрода на глибині 4 *мм* під активними електродами. При порівнянні між ПВ на електрограмах *А3, Б3, А4* і *Б4* видно, що істотної різниці між ними нема. Отже нема і підстав вважати, що мінливість ПВ в цьому досліді (рис. 2) залежить від референтного електрода. Зміни величини ПВ простіше пояснюються їхньою природною мінливістю.

ПВ, відведені на глибині 1,5 *мм* (*Б, г*) (крім ПВ у *Б1, г*), схожі на ПВ у *А, г* і *Б, в*, лише величина їх набагато менша, ніж у ПВ на глибині 1,0 *мм*. Отже, процеси, що зумовлюють ПВ на глибині 1,5 *мм*, виражені в меншій мірі, ніж на глибині 1,0 *мм*. ПВ на *Б1, г* відрізняється від інших: вона невелика, монофазна, досить тривала і позитивна. Незвична форма цієї ПВ пояснюється, на нашу думку, якоюсь взаємодією джерела із стоком струму. Глибина 1,5 *мм*, на якій виникає ця ПВ, відповідає початку V шару кори. Тут вже є нейрони, що активуються безпосередньо аферентними імпульсами — стік струму, і є низхідні аксони нейронів, які активуються у III—IV шари кори — джерело струму. Тому на цій глибині повинна здійснюватись взаємодія в часі потенціалів джерела і стоку струму та їх алгебраїчне підсумування. Можливо ПВ на *Б1, г* саме і зумовлена цими обставинами.

Таким чином ПВ, відведені монополярно з різних глибин кори, як і ПВ рис. 1, свідчать, що спочатку виникає негативність на глибині 1,0 *мм* більша, ніж на глибині 1,5 *мм*, а потім на поверхні кори. Отже, висновки, зроблені при аналізі моно- і біполярно відведених ПВ, загалом збігаються. ПВ на рис. 2 відображують виникнення негативності у глибині і переміщення її по вертикалі кори в такій же мірі, як і ПВ на рис. 1. Крім того, якщо зіставити їхні часові характеристики, полярність і величину, видно, що між різними глибинами кори реєструються такі ж ПВ (рис. 1), які і повинні бути при порівнянні ПВ на рис. 2. Дійсно на рис. 2 добре видно, що поверхня кори у першу фазу повинна бути позитивною до глибин кори, бо вона позитивна до референтного електрода, який у свою чергу позитивний до інших глибин. А якщо точка *а* позитивна до точки *с*, яка в свою чергу позитивна до точки *в*, то *а* позитивна і до *в*. Крім того, глибина 1,0 *мм* повинна бути негативною до інших глибин, тому що вона негативна до референтного електрода, який сам негативний до поверхні кори і глибини 1,5 *мм*. Все це вказує на існування відповідності між ПВ, моно- і біполярно відведеними в наших дослідах. Таким чином ПВ, відведені від різних глибин кори біполярно, і початково-позитивні ПВ, відведені монополярно з поверхні кори, на всьому протязі закрутки зумовлені тими самими процесами. Позитивність поверхні кори до її глибини при цьому зумовлена виникненням негативності лише у глибині кори, а негативність поверхні кори до її глибини і негативність глибини 1,5—2,0 *мм* до глибини 1,0—1,5 *мм* — переміщенням негативності по вертикалі кори.

Обговорення результатів досліджень

Літературні дані підтверджують, що ПВ частіше виявляються у центрі первинної слухової зони кори кішки — у передньому відділі середньої ектосільвієвої закрутки [7, 11, 12, 18]. Багато дослідників

спостерігали, що аплікації розчину стрихніну на кору в місці відведення збільшують ПВ і навіть сприяють їх виникненню у тих ділянках кори, де вони до стрихнінізації не виявлялися [3, 14, 17]. Наші висновки про те, що ПВ у різних місцях первинної слухової кори не зазнають змін, узгоджуються із спостереженнями вище зазначених авторів, які не відзначають змін форми ПВ залежно від місця відведення у слуховій корі. Однак безпосередніх підтверджень нашому висновку ми в літературі не знайшли. Це мабуть пояснюється тим, що до останнього часу в літературі більше йшлося про ПВ, відведені з поверхні кори монополярно. Лише деякі дослідники при вивченні механізму ПВ поступово занурювали у кору активний електрод [8, 13, 19, 20]. Їхні результати щодо вивчення ПВ при монополярному їх відведенні з різних глибин кори принципово не відрізняються від наших. Вони теж спостерігали, що коли з поверхні реєструються початково-позитивні ПВ, то, починаючи з глибини 0,5 *мм*, у першу фазу ПВ реєструється невелика негативність, яка буває найбільшою на глибинах 1,0—1,5 *мм* і зменшується на глибинах 1,5—2,0 *мм*. У другу фазу ПВ в глибині кори визначається позитивність, яка буває найбільшою на глибині 1,0—1,5 *мм*, а на поверхні кори — негативність. З цього також, як і у наших дослідах, виходить, що поверхня кори повинна бути позитивною (у першу фазу ПВ) і негативною (у другу фазу) до глибин 1,0—1,5 *мм* більше, ніж до глибин 0,5—1,0 *мм* і 1,5—2,0 *мм*. Таким чином ці результати збігаються з нашими висновками про те, що під час початково-позитивних ПВ, відведених з поверхні кори монополярно, негативність глибин кори до її поверхні в їх першу фазу зумовлена негативністю лише на глибині кори, а у другу фазу негативність поверхні кори до її глибини і негативність глибин 1,5—2,0 *мм* до глибини 1,0—1,5 *мм* — пересуванням максимуму негативності по вертикалі кори.

Крім того, цим до деякої міри підтверджується й те, що початково-позитивні ПВ, відведені монополярно з поверхні кори, і ПВ, відведені біполярно між різними глибинами кори, зумовлені тими ж самими процесами.

Висновки

1. Первинні відповіді кори кішки на звукове подразнення частіше виявляються у центрі первинної слухової зони — передньому відділі середньої ектосільвієвої закрутки.

2. Первинні відповіді при монополярному (з поверхні і різних глибин кори) і біполярному (від різних глибин кори) їх відведенні від різних відділів середньої ектосільвієвої закрутки (якщо вони виникають) не зазнають якісних змін залежно від місця відведення, при цьому лише незакономірно змінюється їх величина.

3. Первинні відповіді, відведені біполярно від різних глибин кори, і початково-позитивні первинні відповіді, відведені монополярно з поверхні кори, на всьому протязі закрутки зумовлені тими ж самими процесами.

4. Негативність глибин кори до її поверхні під час першої фази поверхневих початково-позитивних первинних відповідей зумовлена виникненням негативності лише на глибині кори. Негативність поверхні кори до її глибини і негативність глибин 1,5—2,0 *мм* до глибини 1,0—1,5 *мм* під час їх другої фази зумовлена переміщенням максимуму негативності по вертикалі кори.

Література

1. Артемьев В. В.— Физиол. журн. СССР, 1951, т. XXXVII, 6, 688.
2. Воронцов Д. С.— Гагрские беседы, Тбилиси, 1949, 1, 248.
3. Гершуни Г. В.— Физиол. журн. СССР, 1962, т. XVIII, 10, 178.
4. Дембновецький О. Ф.— Фізіол. журн. АН УРСР, 1964, т. X, 1, 25.
5. Коган А. Б.— Гагрские беседы, Тбилиси, 1949, 1, 247.
6. Костюк П. Г.— Микроэлектродная техника, Киев, 1959.
7. Нарикашвили С. П.— Тр. Ин-та физиологии АН Гр.ССР, 1956, X, 73.
8. Ройтбак А. И.— Биоэлектрические явления в коре больших полушарий. Тбилиси, 1955; в сб.: Основные вопросы электрофизиологии центральной нервной системы, Киев, 1962, 75.
9. Сторожук В. М.— Автореферат дисс., Киев, 1962.
10. Цкипуридзе П. Р.— Гагрские беседы, Тбилиси, 1949, 1, 251.
11. Буреш И., Петрань М., Захар И.— Электрофизиологические методы в биологии. Москва, 1962.
12. Ades H.— in Handbook of Physiol., 1959, 1, 1, 585.
13. Amassian V.— J. Neurophysiol., 1954, 17, 1, 39.
14. Bremer F., Bonnet V.— EEG Clin. Neurophysiol., 1949, 1, 4, 447.
15. Burns B.— The mammalian cerebral cortex, London, 1958.
16. Chang H.— in Handbook of Physiol., 1959, 1, 1, 299.
17. Cobb W. a. oth.— J. Physiol., 1955, 129, 2, 305.
18. Cragg B.— J. Physiol., 1954, 124, 1, 254.
19. Euler C., Ricci G.— J. Neurophysiol., 1958, 21, 3, 231.
20. Katsuki Y. a. oth.— J. Neurophysiol., 1958, 21, 6, 569.

Первичные ответы разных участков слуховой зоны коры наркотизированных кошек

О. Ф. Дембновецкий

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

Резюме

Первичные ответы коры кошки на звук чаще всего обнаруживаются в центре первичной слуховой зоны, т. е. в переднем отделе средней эктосильвиевой извилины. Первичные ответы при монополярном (с поверхности и из разных глубин коры) и биполярном (между разными глубинами коры) их отведении, если они возникают в разных местах средней эктосильвиевой извилины, не изменяются качественно в зависимости от места отведения, при этом лишь незакономерно изменяется их величина. Первичные ответы, отведенные биполярно между разными глубинами коры, и начально-положительные первичные ответы, отведенные монополярно с поверхности коры, на всем протяжении извилины обусловлены одинаковыми процессами.

Негативность глубин коры к ее поверхности во время первой фазы поверхностных начально-положительных первичных ответов обусловлена возникновением негативности лишь в глубине коры, а негативность поверхности коры к ее глубинам и негативность глубин 1,5—2,0 *мм* к глубинам 1,0—1,5 *мм* во время второй их фазы обусловлены перемещением максимальной отрицательности по вертикали коры.