

Первинні відповіді та бета-ритм електрокортикограми слухової зони кори кішки

О. Ф. Дембновецький

*Відділ вищої нервової діяльності Інституту фізіології
ім. О. О. Богомольця АН УРСР, Київ*

Останнім часом електрокортикографія (ЕКоГ) все ширше застосовується у фізіологічних дослідженнях та медичній практиці. Однак досі її наукове обґрунтування, незважаючи на застосування найскладніших сучасних математичних методів [8], натрапляє на великі труднощі. Не зовсім зрозуміло, наприклад, відображення яких процесів у корі є ЕКоГ і діяльністю яких коркових елементів вона зумовлена [3], які зміни ЕКоГ відповідають збудженню чи гальмуванню [6] тощо.

Одним з важливих шляхів наближення до розуміння ЕКоГ є зіставлення окремих її хвиль з більш вивченими проявами електроактивності кори, наприклад первинними відповідями (ПВ), параметри яких дуже схожі з параметрами спонтанних хвиль [9, 14 та ін.].

Метою проведеного дослідження і була спроба зробити таке зіставлення. На відміну від інших досліджень, проведених у такому плані [4, 7 та ін.], у наших дослідах за пропозицією Д. С. Воронцова було застосоване одночасне біполярне відведення електропотенціалів слухової зони кори [5] від кількох її рівнів. Іноді біполярне відведення поєднувалось з одночасним монополярним відведенням цих потенціалів. Така методика дозволяє досліджувати розподіл електропотенціалу по вертикалі кори під час будь-яких коливань ЕКоГ.

Під цим ми розуміємо ступінь негативності або позитивності будь-якого рівня кори, в тому числі і поверхні її, до інших рівнів під час різних фаз повільних електрокоркових коливань.

Результати досліджень

Найбільш часто у наших дослідах ми спостерігали спонтанні хвилі, які за своєю періодикою можна віднести до бета-ритму ЕКоГ (25—45 коливань за секунду). Амплітуда цих потенціалів під час наркозу (35—40 мг/кг) зменшується у порівнянні з станом неспання.

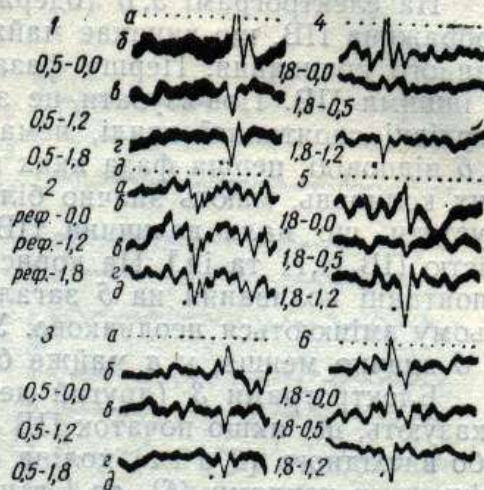
При зіставленні ПВ із спонтанними хвилями ЕКоГ виявилось, що між ними існує взаємодія. Ця взаємодія свідчить про те, що ПВ і спонтанні хвилі ЕКоГ зумовлені різними, але функціонально пов'язаними між собою електрокорковими процесами (рис. 1).

Для прикладу на рис. 1 наведені електрограми одного з таких дослідів. На цих електрограмах ПВ починаються у різних місцях спонтанних коливань, періодика яких становить 25—45 на секунду. На електрограмі 1, б одержаній на другий день після вживлення відповідних електродів, добре видно, що перша фаза ПВ збіглася якраз із

початком низхідного коліна спонтанного коливання, що реєструється між рівнем кори 0,5 мм і поверхнею кори. Висхідне коліно ПВ відразу ж пригнічує спонтанну хвилю, де повинно було б початися низхідне коліно, і повністю виписується відносно велика ПВ. І лише після закінчення другої фази ПВ з'являються спонтанні коливання. Низхідне коліно початку ПВ між глибинами 0,5 та 1,2 мм (1, в) збігається із початком низхідної частини спонтанної хвилі. Тому в цьому випадку важко судити про їх взаємодію. На електрограмі 1, з первинна відповідь, що реєструється між рівнями 0,5 та 1,8 мм, збігається

Рис. 1. Первинні відповіді в різних місцях спонтанних хвиль ЕЕГ.

а — відмітка часу (20 мсек); б, в і г — промінь, яким був зареєстрований потенціал електродами, на глибину розташування яких у корі вказують у мм цифри під цими літерами; д — відмітка подразнення; реф. — референтний електрод; негативність під першим із зазначених у парі електродами відхиляє промінь вгору; інші позначення в тексті.



з кінцем низхідної частини спонтанного коливання. Знову добре видно, як ПВ пригнічує спонтанні хвилі, які відновлюються після закінчення відповіді. Якби ця ПВ не виникла б, то мало б розвинутих низхідне (в) або висхідне (г) коліно спонтанного коливання.

На третій після операції день картина якісно не змінюється. Наприклад, на 4, б відповідь виникає у такому ж місці спонтанної хвилі, що й у 1, б. І на цей раз негативна фаза ПВ відводиться без якихось перешкод. На 4, в і 4, г спонтанні коливання відносно малі, можна навіть сказати, що при цьому важко дізнатись, де саме, тобто на якій частині цих хвиль починаються відповіді, що відводяться між рівнями 1,8 та 0,5 і 1,8 та 1,2 мм. Привертає увагу, що друга фаза цих ПВ або не виникає зовсім, або її величина не виходить за межі фону спонтанної активності. Щодо розподілу електропотенціалу по вертикалі кори під час ПВ і спонтанних хвиль, можна сказати, що первинні відповіді при моно- і біполярному їх відведенні вказують, що під час першої фази ПВ поверхня кори до своїх рівнів позитивна, а під час другої фази — негативна, причому здебільшого до рівня 1,2 мм. В інших дослідах максимум негативності (у першу фазу) або позитивності (у другу фазу) виявляється на рівні від 1,0 до 1,5 мм. Щодо спонтанних хвиль, то розподіл електропотенціалу по вертикалі кори при цьому не завжди такий самий, як і під час ПВ.

При монополярному відведенні електропотенціалів кори на електрограмах 2 (теж на третій день після операції) видно, що на всіх глибинах кори спонтанні коливання чималі. Однак, після дії звукового подразника через відрізок часу, що відповідає тривалості прихованого періоду ПВ, спонтанні хвилі перериваються, замінюючись на ПВ. Причому добре можна бачити, як початкове низхідне коліно ПВ збігається із початком висхідного коливання. Тобто, якби ПВ не виникла, ми побачили б висхідне коліно спонтанної хвилі. Однак цього не сталося.

Описувані ПВ свідчать, що у їх першу фазу і на поверхні кори по відношенню до референтного електрода виникає стік струму, тобто негативність, але вона менша, ніж на інших рівнях кори 1,2 мм і 1,8 мм (2, б, в, і г). Таким чином, той розподіл електропотенціалу між рівня-

ми кори у першу фазу ПВ, що виявляється при розгляді біполярно відведених потенціалів на 1 та 4, зберігається і при монополярному відведенні ПВ. Дійсно, якщо порівняти полярність і розмір перших фаз ПВ на 1, 4 та 2, то видно, що найбільша негативність при цьому виникає на рівні 1,2 мм, а найменша — на поверхні кори.

На електрограмі 5, б (одержаній на дев'ятий день після операції) зображена ПВ, що виникає майже на самій верхівці негативного спонтанного коливання. Перша фаза цієї ПВ відносно мала у порівнянні з іншими ПВ. Пов'язувати це з тим, що вона виникає на негативній верхівці спонтанної хвилі, нема рації, тому що наведені на 1, б або 4, б відповіді, перша фаза яких виникає трохи нижче верхівок негативних коливань, мають значно більший розмір. Скоріше тут можна припустити, що мала величина ПВ на 5, б зумовлена звичайною мінливістю ПВ [4,11 та ін.]. На користь цього припущення свідчить і те, що спонтанні коливання на 5 загалом трохи більші, ніж на 4, а ПВ при цьому змінюються неоднаково. У порівнянні з ПВ на 4 відповідь на 5 у б значно менша, у в майже без змін і у г приблизно вдвоє більша.

Електрограми 3 (другий день після операції) та 6 (третій день) вказують, що якщо початок ПВ припадає на середину низхідного (б, б) або висхідного (3, в і г) коліна спонтанного коливання чи на проміжок між цими хвилями (б), то і в цьому випадку ПВ відводиться без усяких перешкод.

Таким чином, наведені електрограми свідчать, що ПВ при своєму виникненні якимось чином та в якійсь мірі пригнічують спонтанні хвилі ЕКоГ у стані неспання. ПВ завжди переривають природну коркову електроактивність своїм початком. Відновлюються спонтанні коливання лише після закінчення ПВ або в кінці її другої фази. Самі ж ПВ при цьому ніколи різко не змінюють своєї форми (їх прихований період, порядок слідування фаз, величина першої фази тощо) і майже не змінюються від того, в якому місці спонтанного коливання (чи то позитивна або негативна верхівка, чи то висхідне або низхідне коліно, чи то проміжок між хвилями) вони виникають. Крім того, з наведених електрограм добре видно, що і на розподіл електропотенціалу по вертикалі кори під час ПВ не впливає, в якому саме місці спонтанного потенціалу виникає ПВ. Щодо спонтанних хвиль, то буває по-різному. Наприклад, на електрограмі 2 між спонтанними і викликаними хвилями в розподілі електропотенціалу майже нема різниці. Проте на інших електрограмах у кожному окрему мить розподіл електропотенціалу по вертикалі кори під час деяких спонтанних хвиль у різних відведеннях не збігається між собою і з ПВ (порівн. 4, 5 і 6).

Саме такі факти свідчать про те, що ПВ і спонтанні хвилі ЕКоГ якимось пов'язані між собою, але зумовлені різними процесами. Беручи до уваги, що пригнічуються спонтанні хвилі, залишаючи місце для ПВ, можна дійти до висновку, що у процесах, які зумовлюють ці обидва види біопотенціалів кори, домінують ті, що генерують ПВ. Можливо, це пов'язано з тим, що під час ПВ збуджується значно більша кількість синапсів (якщо брати до уваги постсинаптичний генез повільних електропотенціалів кори [9, 14]), ніж при спонтанних хвилях, і таким чином останні повністю маскуються. В іншому випадку, якщо ПВ збігалася би з спонтанною хвилею, то повинно було б мати місце алгебраїчне підсумування цих біопотенціалів. І невідомо, що б ми побачили замість ПВ або спонтанної хвилі.

На рис. 2 наведені результати дослідів, цікавого тим, що на його початку, коли були добре виявлені спонтанні хвилі, зміни ПВ при збільшенні частоти подразнення відрізняються від змін, зареєстрована-

них наприкінці досліду, коли ці хвилі значно зменшилися. Зміни ПВ досліджували при різних сполученнях у підключенні до входу підсилювача відповідних електродів. У наших раніше проведених дослідках [5] було видно, що процеси, які зумовлюють ПВ, при почастишанні ритму звукової стимуляції докорінно не змінюються. Тому різноманітність

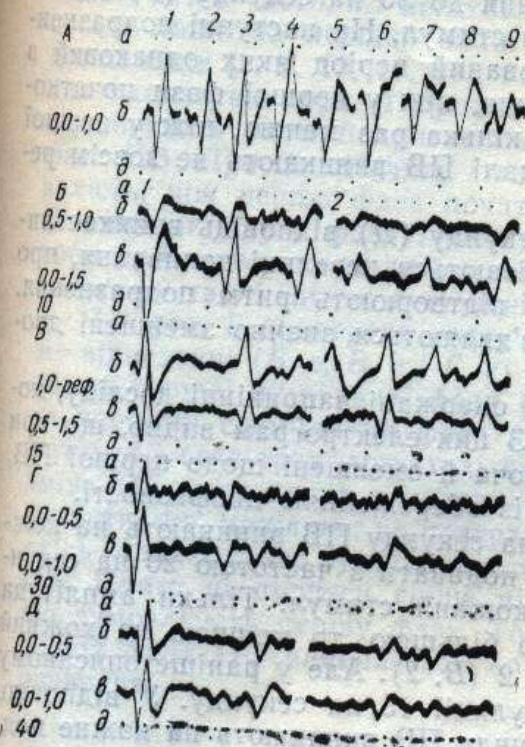


Рис. 2. Первинні відповіді при різних ритмах подразнення на фоні добре виявлених спонтанних коливань.

Цифри зліва від *a* на А...Д визначають частоту стимуляції, відстань від *a* до *b* становить 100 мкс, інші позначення див. на рис. 1 або в тексті.

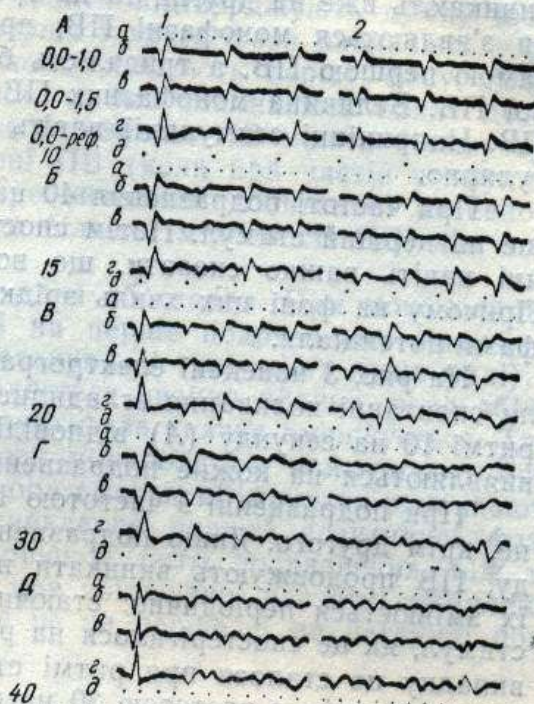


Рис. 3. Первинні відповіді при різних ритмах подразнення на фоні спонтанних хвиль, що згладилися внаслідок наркозу. Позначення див. на рис. 1 або в тексті.

у відведеннях дає більше можливостей для аналізу біопотенціалів кори.

На електрограмах А, 1... А, 9 зображені ПВ, відведені з поверхні і глибини кори 1,0 мм. У перших п'яти ПВ величина фаз варіює незалежно одна від одної. Починаючи ж з А, 6, відповіді значно змінюються щодо попередніх ПВ: у великій мірі зменшується перша і майже повністю відсутня друга фаза, зумовлена переміщенням негативності з глибини кори на її поверхню. Крім того, можна бачити, що тривалість ПВ на А, 6... А, 9 збільшилася щодо першої фази ПВ на А, 1... А, 5.

Беручи до уваги, що стимуляція тривала 1—2 сек, на наступних електрограмах наведені ПВ, що відводились на початку (1) та наприкінці (2) подразнення. На В демонструються ПВ при частоті подразнення 10 на секунду. Видно, що ПВ на другий стимул значно менша, ніж на перший. Надалі ПВ зменшується ще більше, на б наприкінці вони стають ледве помітними на фоні спонтанних хвиль ЕКоГ, а зменшення першої фази призвело до того, що можна було спостерігати «чисту» другу фазу ПВ (відповідь на другий стимул на В, 2, в), чого в звичайних умовах ми ніколи не спостерігали.

При ритмі стимулів 15 на секунду (В) відповідь на другий стимул взагалі не виникає, а ПВ, що виникають на наступні подразнення, значно менші, ніж ПВ на перший стимул. Цікаво, що величина ПВ на третій та наступні стимули змінюється періодично: більша ПВ чергується з меншою.

При збільшенні частоти подразнення до 30 на секунду (Г) ПВ не виникають вже на другий та на третій стимул. На наступні подразнення з'являються монофазні ПВ, прихований період яких однаковий з самою першою ПВ, а тривалість більша, ніж у першій фазі початкової ПВ. Величина монофазних ПВ у кілька раз менша, ніж у першій ПВ. Наприкінці стимуляції навіть і малі ПВ виникають не зовсім регулярно.

При частоті подразнення 40 на секунду (Д) відповідь виникає лише на перший стимул. Потім спостерігаються невеликі коливання, про які навіть важко сказати, що вони відтворюють ритм подразнення. Причому на фоні цих хвиль зрідка з'являються значно зменшені двофазні потенціали.

На рис. 3 наведені електрограми, одержані наприкінці дослідів, коли спонтанні коливання згладилися. З цих електрограм видно, що при ритмі 10 на секунду (А) відповіді, хоча й зменшені щодо першої ПВ, виявляються на кожне подразнення із збереженням двофазності.

При подразненні з частотою 15 на секунду ПВ виникають на кожне, крім другого. Якщо подразнення подавати з частотою 20 на секунду, ПВ продовжують виникати на кожний стимул. Тільки амплітуда їх змінюється періодично: стаючи то більшою, то меншою на кожний стимул, як це спостерігалось на рис. 2 (В, 2). Але у раніше описаному випадку це сталося при ритмі стимуляції 15 на секунду. У відповідь на стимуляцію з частотою 30 на секунду ПВ виникають на кожне подразнення, але величина їх поступово зменшується. При подразненні у ритмі 40 на секунду звичайна ПВ виникає лише на перший стимул, а потім через два стимули на кожний наступний стимул з'являються маленькі однофазні ПВ з тривалістю, що перевищує першу фазу початкової ПВ. Наприкінці стимуляції ці коливання виявлені гірше, ніж спочатку.

Порівнюючи між собою електрограми рис. 2 і 3, можна бачити, що зміни ПВ наприкінці дослідів, коли спонтанні хвилі значно зменшилися щодо початку дослідів, з'являються при більш частому подразненні, ніж на початку дослідів, коли коливання ЕКоГ були добре виявлені. Можливо, це пов'язано з тим, що наприкінці дослідів зменшився нахил ПВ до своєї звичайної мінливості (зменшившись один раз на друге або наступне подразнення, в дальшому величина ПВ змінюється мало). Чітко виявлена мінливість ПВ на фоні спонтанних коливань створює враження, що ПВ на рис. 2 гірше відтворюють ритм стимуляції, ніж на рис. 3.

Таким чином і ПВ зазнають деякого впливу спонтанних хвиль ЕКоГ: у стані наркозу ПВ виявляються чіткіше і стають менш мінливими при різних ритмах подразнення, ніж при неспанні, коли спонтанні хвилі виявлені добре і мають відносно велику амплітуду. Отже можна говорити, що між ПВ і спонтанними коливаннями існує не зв'язок, а взаємозв'язок, в якому домінують процеси, що генерують ПВ.

Водночас різне відношення ПО і спонтанних хвиль ЕКоГ до наркотизування ще раз підтверджує думку про їх різний генез.

Крім того, наведені електрограми свідчать про те, що найбільша

негативність виникає в глибині кори і переміщується по її вертикалі кожного разу, коли сюди прибуває залп аферентних імпульсів, незважаючи на те, як виявлена спонтанна електрична активність кори. При певному інтервалі між цими залпами максимум негативності перестає переміщатись до поверхні. І якщо аферентні залпи слідує один за одним дуже часто, то негативність у глибині кори з'являється у відповідь лише на першій залп. Ці факти підтверджують думку інших дослідників [2, 9, 13, 16, 18], що перша і друга фази виникають у різних елементах кори. І процеси, що зумовлюють першу фазу, краще відтворюють ритм подразнення, ніж ті, що викликають появу другої фази ПВ. Про це свідчить і те, що монофазні ПВ мають більшу тривалість, ніж перша фаза початкової ПВ (коли при частій стимуляції не виникає друга фаза). Фон добре виявленої спонтанної активності кори при цьому приводить лише до більшої мінливості ПВ, ніж коли спонтанні хвилі значно зменшені.

На рис. 3 привертає увагу ще одна обставина. При монополярному відведенні (Б, з, В, з і Г, з) ПВ на перше подразнення майже не мають першої позитивної фази (її величина і тривалість дуже малі), а на наступні стимули ця фаза виявляється значно краще: вона збільшується і стає тривалою, тоді як друга фаза значно зменшується. Такі зміни ПВ, відведених з поверхні кори монополярно, примушують припустити, що, можливо, на поверхні кори аферентні імпульси викликають якісь процеси, що ускладнюють виявлення першої позитивної фази ПВ. Проте ці процеси гірше відтворюють ритм подразнення, ніж ті, що зумовлюють першу фазу. Тому при збільшенні частоти стимуляції перша фаза ПВ виявляється краще не на перше, а на наступні подразнення.

Обговорення результатів досліджень

На існування взаємозв'язку між первинними відповідями і спонтанними коливаннями ЕКоГ вказують багато дослідників [1, 9, 15, 20 та ін.]. Проявом цього зв'язку є те, що у стані неспання, коли спонтанна активність кори виявлена добре, ПВ більш мінливі, ніж у стані наркозу, коли спонтанні коливання ЕКоГ значно менші. Деякими авторами навіть показано, що при монополярному відведенні з поверхні кори величина ПВ, які виникають на негативній верхівці спонтанної альфа-хвилі основного ритму ЕКоГ, або її зниженні, більша, ніж у тих, що виникають на позитивній верхівці [4, 7, 11, 14]. Наші результати загалом не суперечать цим висновкам і багато в чому з ними збігаються. Нам лише не вдалося підтвердити останнє спостереження. Можливо, це явище не завжди має місце, особливо коли йдеться про бета-хвилі ЕКоГ. Крім того, в цих працях досліджували ПВ, відведені монополярно з поверхні кори, а в наших дослідах розглядаються і біполярно відведені від різних рівнів кори ПВ. Аналогічне нашому дослідженню провів Сторожук [10] у моторній ділянці кори кішок. Його результати повністю узгоджуються з нашими.

З літератури також відомо і те, що чітке відтворення ритму подразнення на фоні більш виявленої спонтанної активності погіршується у порівнянні з фоном менш виявленої активності [12, 17]. Добре відомо також і те, що ПВ і спонтанні хвилі ЕКоГ неоднаково реагують на наркоз [1, 9 та ін.].

На думку Тунтурі [19], причиною взаємозв'язку між ПВ і спонтанними хвилями є те, що у корі існують різні функціональні елементи. Деякі з них своїм збудженням беруть участь і у ПВ, і у спонтанних

коливаннях. Інші елементи зумовлюють тільки спонтанні хвилі, або тільки первинні відповіді. Тому при добре виявлених хвилях перші елементи можуть брати або не брати участі у генерації ПВ залежно від своєї зайнятості у спонтанних хвилях. Висновки з наших спостережень повністю підтверджують це припущення. Результати аналізу розподілу електропотенціалу по вертикалі кори під час ПВ і спонтанних коливань збігаються з висновками досліджень Сторожука [10].

Висновки

1. Первинні відповіді слухової кори кішки у стані наркозу або неспання своїм початком завжди переривають спонтанну електричну активність кори типу бета-ритму. Відновлюються спонтанні хвилі після закінчення первинної відповіді або наприкінці її другої фази, яку вони іноді можуть спотворювати.

2. Електропотенціал по вертикалі кори розподіляється під час первинної відповіді кожного разу однаково і незалежно від того, в якому саме місці спонтанної хвилі ЕКоГ вона виникає, і інакше, ніж при коливаннях спонтанної активності.

3. Первинні відповіді на фоні добре виявлених спонтанних хвиль мають більш мінливий характер, ніж на фоні зменшених спонтанних коливань. Тому у ненаркотизованих кішок первинні відповіді виявляються гірше, ніж у наркотизованих.

4. Між первинними відповідями і спонтанними коливаннями коркових біопотенціалів існує взаємозв'язок. Він зумовлений тим, що обидва види коливань ЕКоГ (первинні відповіді і спонтанні хвилі) виникають у різних, але функціонально між собою зв'язаних структурах кори.

Література

1. Артемьев В. В.— Физиол. журн. СССР, 1951, XXXVII, 688; Труды Ин-та физиол. АН СССР, 1956, V, 110; в сб. Конфер. по вопросам электрофизиол. нервн. сист. Л., 1957, 69; в сб.: Основные вопросы электрофизиол. ц. н. с. К., 1963, 96.
2. Бекай Г. Л.— В сб.: Электрофизиол. нервн. сист., Ростов-на-Дону, 1963, 40.
3. Воронцов Д. С.— Журн. высш. нервн. деят., 1960, X, 1, 42.
4. Гусельников В. И.— Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1959, 4, 59.
5. Дембовецкий О. Ф.— Автореф. дисс. К., 1964.
6. Коган А. В.— Электрофизиол. иссл. центр. механизмов сложных рефлексов, М., 1949; Физиол. журн. СССР, XLIV, 9, 431.
7. Нарикашвили С. П.— Физиол. журн. СССР, 1957, XLIII, 7, 931.
8. Кожевников В. А., Мещерский Р. М.— Современ. методы анализа электроэнцефалограммы, М., 1963.
9. Ройтбак А. И.— Биоэлектрические явления в коре больших полушарий, Тб., 1955; в сб.: Основные вопросы электрофизиол. ц. н. с., 1962, 75.
10. Сторожук В. М.— Автореф. дисс., К., 1962.
11. Супин А. Я.— Физиол. журн. СССР, 1961, XLVII, 2, 141.
12. Desmedt L. E., La Grutta G.— J. Physiol., 1956, 136, 20.
13. Euler C., Ricci G.— J. Neurophysiol., 1958, XXI, 3, 231.
14. Chang H. T.— Neurophysiol., 1951, XIV, 1, 299; Handbook of Physiol., 1959, 1, 1, 299.
15. Lilly I. C.— Amer. J. Physiol., 1954, 176, 3, 493.
16. Purpura D. P., Grundfest H.— J. Neurophysiol., 1956, XIX, 6, 573.
17. Raab D. H., Kiang N.— Am. J. Physiol., 1955, 183, 3, 652.
18. Rice E. A.— J. Neurophysiol., 1960, XXIII, 4, 356.
19. Tunturi A. R.— Am. J. Physiol., 1959, 197, 5, 1147.
20. Whitfield I. C.— EEG Clin. Neurophysiol., 1957, IX, 1, 35.

Первичные ответы и бета-ритм электрокортикограммы слуховой зоны коры кошки

О. Ф. Дембновецкий

Отдел высшей нервной деятельности Института физиологии
им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

Резюме

Первичные ответы слуховой коры кошки в состоянии наркоза или бодрствования своим началом всегда прерывают спонтанную активность коры типа бета-ритма. Восстанавливаются спонтанные волны после окончания первичного ответа или в конце его второй фазы, которую они могут иногда искажать. Во время первичного ответа электропотенциал распределяется по вертикали коры каждый раз одинаково и независимо от того, в каком именно месте спонтанной волны он возникает, и иначе, чем во время спонтанных колебаний.

Первичные ответы на фоне хорошо выраженных спонтанных волн имеют более изменчивый характер, нежели при уменьшенных спонтанных волнах.

Между первичными ответами и бета-волнами существует взаимосвязь. Она указывает, что оба вида этих колебаний возникают в разных, но во взаимосвязанных структурах коры.

Primary Responses and β -activity of Electrocardiogram of the Auditory Cat Cortex

O. F. Dembnovetsky

Department of higher nervous activity, the A. A. Bogomoletz Institute
of Physiology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

Summary

Spontane β -activity of auditory cortex of un/or narcotized cat is interrupted by primary responses. They are restored after the end of primary responses or in the end of their second phase which they may sometimes distort. During primary response the electropotential is distributed along the cortex vertical each time identically and irrespective of the place of spontane wave it arises and otherwise than during spontane wave.

Primary responses are more variable on the background of the well-expressed spontane waves than by diminished ones.

There is an interaction between primary responses and spontane wave of ECG. It shows that both kinds of these ECoG oscillations arise in different but correlated cortex structures.