

## Первинні відповіді різних рівнів слухової зони кори головного мозку при зміні деяких фізичних властивостей подразного звуку

О. Ф. Дембовецький, В. В. Трошихін

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

Одним із шляхів дослідження первинних відповідей (ПВ) кори головного мозку є вивчення розподілу електропотенціалу по вертикалі кори під час фаз, тобто вивчення ступеня негативності або позитивності окремих рівнів кори, в тому числі і її поверхні, до інших [3, 7, 8, 9].

Було показано, що при цьому під час першої фази ПВ найбільша негативність виникає у глибині кори, а під час другої — на її поверхні [1, 13, 15, 17].

Ми вирішили дослідити, чи зміниться такий характер розподілу електропотенціалу при зміні деяких властивостей звуку, що викликає ПВ у слуховій корі наркотизованих нембуталом кішок.

Дослідження в цьому плані, з нашої точки зору, становить інтерес тому, що воно має допомогти у висвітленні питання про природу ПВ, відносно якої у фізіологів нема єдиної думки [13, 16]. З даних деяких дослідників можна гадати, що ПВ зумовлені активацією якоїсь функціонально окремої групи коркових елементів, пов'язаних з функцією фіксації початкового моменту аферентного збудження кори [4, 6, 9]. Беручи до уваги, що розподіл електропотенціалу по вертикалі кори під час ПВ є однією з її характеристик, нам цікаво було дізнатися, чи підтвердиться згадане припущення при вивченні розподілу електропотенціалу, якщо змінювати характер подразного звуку.

ПВ різних ділянок слухової зони кори ми досліджували в таких умовах звукової стимуляції: перехід від поодинокого звукового поштовху до шуму — один поштовх на три секунди, поштовхи у різному ритмі подразнення (від 1 до 50 на секунду) та велика (понад 100) кількість поштовхів на секунду (шум); поодинокі поштовхи різної тривалості (0,5; 5,0; 10,0; 50,0 мсек); тривалі звуки (шуми та чисті тони) з різним часом підвищення інтенсивності при їх вмиканні, поодинокі поштовхи під час звучання чистого тону (500—5000 гц). ПВ відводили одночасно на трьох каналах підсилення зануреними у кору електродами біполярно між різними рівнями її і реєстрували шлейфним осцилографом [5].

В результаті проведених дослідів нам не вдалося виявити істотних змін у характері розподілу електропотенціалу по вертикалі кори під час різних фаз ПВ при зміні властивостей звуку, що їх викликає. Проте, із зміною місця відведення ПВ на протязі середньої ектосільвіевої закрутки може змінюватися глибина виявлення найбільшої негативності по вертикалі кори. Слід відзначити, що у більшості дослідів при

зануренні у слухову кору електродів ПВ на звук виникають на обмеженій площі первинної слухової зони, а саме: у передній третині середньої екстосільвієвої закрутки або у місці переходу її в сільвієву звину.

Для прикладу на рис. 1 наведені електрограми ПВ, одержаних в одному з тих дослідів, коли ПВ виявлялися на всьому протязі середньої екстосільвієвої закрутки. З цих електрограм добре видно, що у

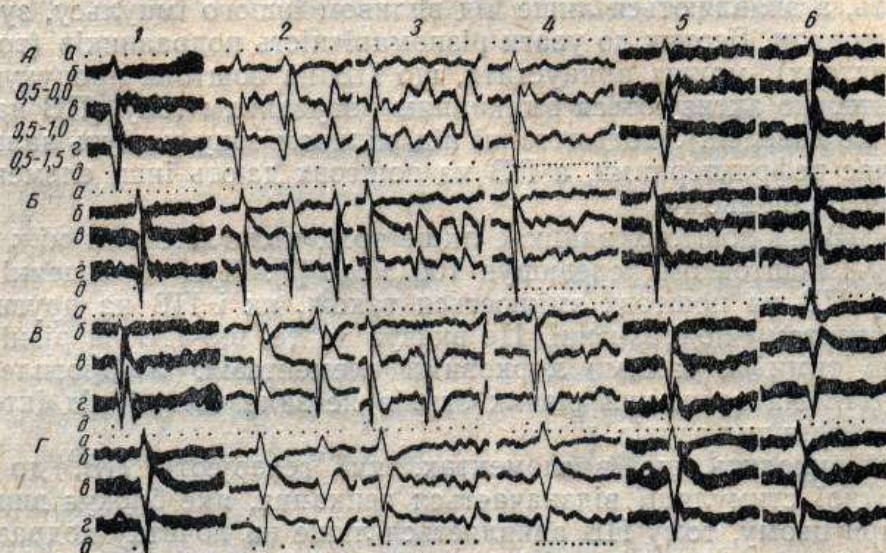


Рис. 1. Первинні відповіді при переході від поодинокого звукового поштовху до шуму.

А — місце переходу середньої екстосільвієвої закрутки в передню; Б — передній відділ середньої екстосільвієвої закрутки; В — середній відділ середньої екстосільвієвої закрутки; Г — задній відділ середньої екстосільвієвої закрутки. 1 — ПВ на поодинокі поштовхи; 2, 3, 4 — ПВ на поштовхи різної частоти; 5 — ПВ на вмикання шуму; 6 — ПВ на поштовх під час звучання тону; а — відмітка часу 20 мсек; б, в, г — промінь, яким було зареєстровано потенціали кори електродами, глибина розташування яких у корі визначається цифрами на А під цими літерами, д — відмітка подразнення; відстань від а до д становить 150 мкс; відхилення променя вгору вказує на негативність під першим із згаданих у парі електродом; переважна більшість електрограм всіх рисунків одержана методом фотосуперпозиції.

всіх випадках ПВ зберігають ту ж саму конфігурацію (полярність та порядок слідування фаз) і вказують на те, що рівень кори 0,5 мм у першу фазу негативний до її поверхні і позитивний до інших рівнів кори, а у другу фазу — навпаки. Звідси виходить, що характер розподілу електропотенціалу під час ПВ не змінюється при переході від поодинокого звукового поштовху до шуму і однаковий з тим, про який ішлося раніше. Ці ж самі факти свідчать і про те, що коркові елементи, які продукують ПВ, при дії тривалого подразника (б) активуються лише на його вмикання, тобто на вплив першого залпу аферентних імпульсів з тих, що утворюються при вмиканні і дії шуму. Відсутність ефекту від наступних аферентних імпульсів при цьому можна було б пояснити станом рефрактерності генеруючих ПВ елементів. Це начебто добре стверджують ПВ на 2—4. Дійсно, коли ритм стимуляції рідкий, ПВ виникають на кожний стимул (2), при почастищенні цього ритму ПВ на наступні подразнення змінюються, а потім і взагалі не виникають (3, 4) так само, як і при звучанні шуму (5). Тобто при тривалому подразненні, коли імпульси надходять суцільним потоком, кожний наступний припадає на рефрактерність від попереднього, і елементи, що дали ПВ при вмиканні шуму, перебувають після цього весь час, поки він лунає, у стані рефрактерності і вже більше неспроможні дати ПВ.

З іншого боку, можна було б вважати, що при цьому аферентні імпульси блокуються десь на нижніх поверххах слухової аферентної системи. Та ПВ на поштовх під час тону (6) все це спростовує. Виходить, що при дії тривалого подразника аферентні імпульси доходять до кори (до речі, це підтверджують і мікроелектродні дані [11, 14]), а елементи, які дають ПВ, вільні від рефрактерності. Однак, незважаючи на це, ПВ на фоні постійного надходження імпульсів однієї якості не виникають, а виявляються лише під впливом іншого імпульсу, зумовленого поштовхом. Беручи до уваги різноманітність подразників (тон, звуковий поштовх), можна припустити, що ПВ на поштовх продукують не ті елементи, що активуються вмиканням і звучанням тону (ПВ на початок тону не наведені). Тоді останні під впливом тону можуть залишатися весь час рефрактерними, а ПВ на поштовх дають інші елементи, не рефрактерні при цьому.

Але ПВ на поштовх виникає лише тоді, коли інтервал між початком тону і поштовхом перевищує 100 мсек [5]. При зменшенні цього інтервалу ПВ на поштовх змінюється також, як і ПВ на другий стимул при частому подразненні. Це вказує на те, що ПВ на різні звуки зумовлені тими ж самими корковими елементами. У протилежному випадку ПВ на вмикання різних звуків не залежали б від інтервалу між початками цих звуків.

Отже виходить, що в елементах, які генерують ПВ, до частої одноманітної стимуляції відзначається звикання, яке блокує виникнення ПВ при цьому, тому ПВ виявляється лише на початку подразнення. В такому випадку лишається незрозумілим ще одне: чому звикання не виявляється під час рідкої одноманітної стимуляції (2). Авжеж такі подразнення здатні викликати ПВ на протязі досить довгого часу [2].

Всі ці суперечності може, на нашу думку, об'єднати таке припущення. Механізм звикання, що блокує генерацію ПВ у відповідних елементах, активується будь-яким залпом аферентних імпульсів. Тривалість його активації збігається з часом стану рефрактерності цих елементів після аферентного залпу. Тому кожний з рідких одноманітних імпульсів викликає ПВ, тому що вони надходять в той час, коли це звикання вже не діє. Якщо ж частота подразнення збільшується, і другий імпульс встигає надійти, коли не закінчилася рефрактерність від першого імпульсу, він і наступні імпульси своїм надходженням підтримують активацію механізму звикання, який тепер настраюється на імпульси цієї модальності. Продуктування ПВ при цьому не відбувається, а рефрактерність поступово зникає. Тому при дії тривалого подразника елементи, що дають ПВ, не перебувають у стані рефрактерності. Надходження імпульсу іншої модальності (на фоні тону лунає поштовх) руйнує механізм звикання, і це приводить до виявлення ПВ. Якщо ж інший звук увімкнути під час незакінченної рефрактерності після ПВ від попереднього звуку, друга ПВ не виникає таким же чином, як і ПВ на другий поштовх при частому подразненні.

На рис. 2 наведені ПВ при дії звукових поштовхів різної тривалості на протязі досліду. Беручи до уваги величину і полярність цих ПВ, можна бачити, що розподіл електропотенціалу під час фаз нічим не відрізняється від того, що мають ПВ на рис. 1, і не залежить від тривалості поштовху. Крім того, добре видно, що тривалість поштовху не впливає істотно на тривалість і величину фаз ПВ. Ці факти вказують, що ПВ виникають лише на початок поштовху, тобто на так званий передній фронт подразнення.

На рис. 3 зображені ПВ на тривалі звуки з різною тривалістю підвищення інтенсивності при їх вмиканні. Ці електрограми одержані

в тому самому досліді, що і ПВ на рис. 2. На електрограмах 1, 3 наведені ПВ на шум і тон з миттєвим підвищенням інтенсивності при вмиканні. В таких випадках кажуть, що передній фронт подразнення близький до 90 градусів, іншими словами, дуже крутий. На електрограмах 2, 4 наведені ПВ на шум і тон з трохи розтягненим часом посилення інтенсивності при їх вмиканні.

Як добре видно з рис. 3, розподіл електропотенціалу по вертикалі кори під час ПВ, одержаних в цих умовах подразнення, однаковий

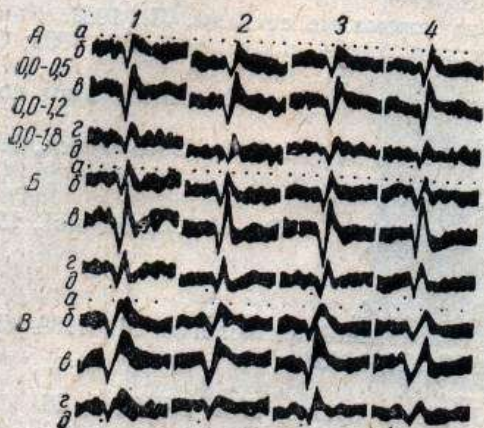


Рис. 2. Первинні відповіді на поодинокі звукові поштовхи різної тривалості.

А — передній відділ середньої ектосильвієвої закрутки, початок досліді; Б — передній відділ середньої ектосильвієвої закрутки; В — середній відділ середньої ектосильвієвої закрутки. 1 — тривалість поштовху 0,5 мсек; 2 — 5,0 мсек; 3 — 10,0 мсек; 4 — 50,0 мсек; інші позначення такі, як і на рис. 1.

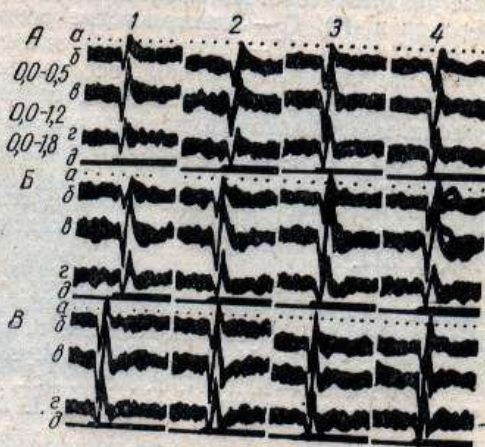


Рис. 3. Первинні відповіді на звуки з різним часом підвищення інтенсивності при вмиканні.

Позначення такі ж, як і на рис. 1, або у тексті.

на всіх електрограмах і збігається з тим, що був і в раніше описаних випадках.

Привертає увагу, що ПВ на електрограмах 2, 4 мають більшу латентність, ніж ПВ на 1 та 3. Це легко пояснити: при розтягуванні часу підвищення інтенсивності шум або тон не одразу досягають порогового значення для того, щоб викликати ПВ. Це пояснення добре підтверджується таким нашим спостереженням: коли занадто збільшити час підвищення інтенсивності шуму або тону, ПВ при цьому починають зменшуватися, розтягуватися, а потім і зовсім не виявляються.

Сукупність цих фактів добре, на нашу думку, підкреслює постсинаптичний генез ПВ [7, 9, 13]. Кожний окремий постсинаптичний потенціал з тих, що утворюють ПВ, має свій власний поріг для виникнення. Тому, коли звук миттєво досягає своєї кінцевої інтенсивності, постсинаптичні потенціали, які генеруються при цьому, виникають майже одночасно. Ось чому ми бачимо чітко окреслену ПВ. Коли ж звук вмикається поступово, постсинаптичні потенціали кожний окремо (у відповідності з своїм порогом) виникають з деяким запізненням щодо попереднього. Ця обставина приводить до того, що ПВ при цьому спостворюється, або взагалі не виявляється.

Таким чином, наведений експериментальний матеріал добре узгоджується з висловлюваним останнім часом у фізіологічній літературі [4, 5, 6] припущенням про те, що ПВ на різні звуки виникають у тих самих коркових елементах, діяльність яких пов'язана з фіксацією початкового моменту надходження аферентних імпульсів у кору по специфічних шляхах.