

СТРИХНІННІ РОЗРЯДИ КОРИ МОЗКУ КІШКИ, ВИКЛИКАНІ СТИМУЛАМИ НАРОСТАЮЧОЇ ІНТЕНСИВНОСТІ

О. Ф. Дембовецький

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

З літератури відомо, що викликані стрихнінні розряди (ВСР) кори мозку мають багато спільного з первинними відповідями (ПВ), проте мало описані в літературі [12, 15, 18]. Зокрема, є обмаль відомостей щодо змін ВСР при дії стимулів різної сили. Тому ми вирішили дослідити у наркотизованих нембуталом кішок (35—45 мг/кг) ВСР слухової зони кори мозку у відповідь на різні звуки наростаючої інтенсивності.

Методика досліджень

Досліди проведені на 19 кішках. Біопотенціали слухової кори вивчали до і після її стрихнінізації (прикладання до коркової поверхні ватного тампону 1×1 мм, просоченого 1—3%-ним розчином стрихніну). Біопотенціали відводили одночасно кількома парами занурених у товщу кори електродів моно- та біполярно [5] від різних її глибин і реєстрували на фотоплівці з допомогою шлейфного осцилографа. В кількох дослідках потенціали фотографували з екрана катодного осцилографа методом суперпозиції 8—15 пробігів, його променя, що запускали звуковим поштовхом (щиглем).

Звуковими подразниками були поодинокі короткочасні щиглі; шуми, утворені цими частими щиглями; та чисті тони різної висоти. Інтенсивність їх над рівнем чутливості людини вимірювали у децибелах шумоміром типу ШП-1 (щиглі при цьому слідували з частотою 10/сек). Звуковипромінювач розташований на відстані 35—45 см від голови піддослідної тварини.

Чисті тони вмикалися з часом зростання, що дорівнював кільком мсек. Якщо цього не зробити, при вмиканні тону утворюється ще й звуковий поштовх. І невідомо, на що саме виникає ВСР або ПВ: на вмикання самого тону, на щиголь при цьому чи на обидва компоненти разом.

Поряд з іншими характеристиками одночасне відведення ВСР з різних рівнів кори дозволяло судити ще й про розподіл електропотенціалу по вертикалі кори під час виникнення і перебігу того чи іншого електрокоркового феномену, тобто про ступінь позитивності чи негативності поверхні кори до окремих її глибин.

Результати досліджень

Проведені експерименти показали, що ВСР при монополярному їх відведенні з поверхні слухової кори наркотизованих кішок поряд з позитивно-негативно-позитивною можуть мати в окремих випадках негативно-позитивно-негативну конфігурацію у відповідності з позитивно-негативними і негативно-позитивними ПВ.

Характер змін ВСР при дії звуків наростаючої інтенсивності дуже нагадує зміни ПВ при цьому, які виявляються до отруєння досліджуваної кори. Потенціали на порогові звуки можуть або взагалі не виникати, або мати більшу латентність і тривалість своїх фаз та меншу їх амплітуду у порівнянні з відповідями на більш інтенсивні звуки. Однак при цьому можна спостерігати і деякі відмінності ВСР від ВП: у

більшості дослідів ВСР виявляються при інтенсивніших звуках, ніж ПВ.

Для прикладу на рис. 1 наведені ПВ (I, III) та ВСР (II, IV) центра слухової зони кори (передня частина середньої ектосильвієвої закрутки) на щиглі наростаючої сили (45—70 дБ) з двох таких дослідів. На I, II демонструється випадок, коли з поверхні кори монополярно відводили початковопозитивні, на III, IV — початковонегативні по-

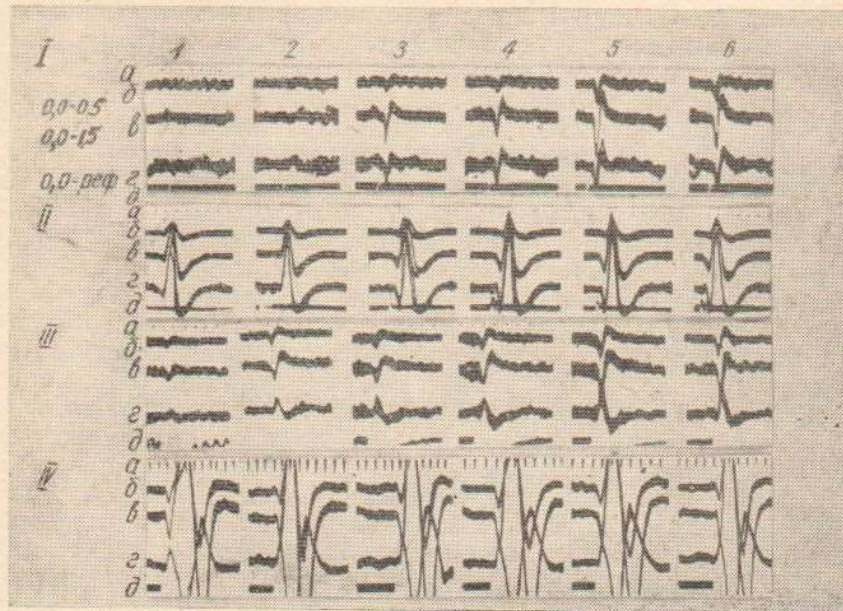


Рис. 1. Потенціали центра слухової кори до (I, III) і після (II, IV) отруєння її стрихніном.

I, II — дослід від 3.IV 1962 р.; III, IV — 15.VII 1962 р.; 1—6 — потенціали на щиглі інтенсивністю відповідно 45, 50, 55, 60, 65, 70 дБ; а — відмітка часу 20 мсек; б, в та г — промінь, яким зареєстрований потенціал електродами, на глибину розташування яких у корі вказують у мм цифри під цими літерами; 0,0 — поверхня кори; реф. — референтний електрод; негативність під першим із зазначених у парі електродом відхиляє промінь угору; відстань від а до д (відмітки подразнення) дорівнює 150 мкв; електрограми, одержані при дії щиглів на цьому і на наступних рисунках, електрограми б на рис. 2, 3 — суперпозиція 4—6 потенціалів.

тенціали. І вже навіть при поверхневому знайомстві з цими електрограмами добре видно, що обидва види цих потенціалів в умовах наших дослідів змінюються приблизно однаково. Ця обставина вказує на існування якихось загальних моментів у формуванні потенціалів з різною конфігурацією.

Як свідчать електрограми (рис. 1), чіткі закономірні зміни властивостей ПВ і ВСР (латентність, величина) спостерігаються лише при збільшенні інтенсивності щигля від порогової до надпорогової (1—3). Наприклад, латентність порогових потенціалів завжди на 3—5 мсек більша, ніж у потенціалів на надпорогові звуки. Статистично достовірно зростає й їх амплітуда. При дальшому підсиленні щиглів (4—6) можна говорити про незакономірні зміни амплітуди ПВ або ВСР, оскільки величина їх фаз не завжди змінюється у якійсь певній залежності від збільшення сили щигля.

І дійсно, коли уважно придивитися до електрограм, можна бачити, що в деяких випадках фази збільшуються у відповідності з підсиленням щигля, а потім зменшуються. Наприклад на I, б, 3—5 друга

фаза збільшується від 15—38 до 50—55 мкв; на *I, б, 6* вона зменшується до 35—40 мкв. Може бути й так: після досягнення певного рівня, амплітуда фази не змінюється, незважаючи на зростання сили подразнення. Наприклад, на *II, б, 3—6* друга фаза, досягнувши рівня 24—26 мкв від 15—17 мкв на *I, 1, 2* не змінюється більше пропорціонально підсиленню щигля. Майже така картина і на *II, 2* — першої фази на *I, 2* ніби немає. На *3* вона з'являється (близько 25 мкв), на *4* трохи збільшується (до 30 мкв) і надалі вже не змінюється, незважаючи на те, що інтенсивність звуку весь час при цьому підвищується. Заслуговує на увагу, що такі особливості поведінки тієї чи іншої фази одержані при суперпозиції потенціалів. Ця обставина, на нашу думку, свідчить, що розвиток потенціалу на кожній окремій глибині кори, вкладаючись у загальні рамки розподілу електропотенціалу по вертикалі кори, може мати свої відмінності від розвитку потенціалів на інших ділянках кори. При порівнянні поодиноких потенціалів, одержаних одночасно, ці особливості ще яскравіше проявляються.

Отже, беручи до уваги зміни ПВ і ВСР (рис. 1), неможна сказати, що вони відповідають змінам інтенсивності щиглів.

З електрограм рис. 1 добре видно, що зміни ПВ і ВСР при посиленні інтенсивності щиглів неоднакові: ПВ при цьому більш мінливі. Це поряд з іншими ознаками вказує, що ВСР зумовлені діяльністю не тих коркових структур, що продукують ПВ. Візьмемо, наприклад, ВСР на *III, 1*. У звичайних умовах ВСР з ПВ візуально сприймаються як єдиний багатофазний потенціал, перша фаза якого належить до ПВ [11, 15]. При дії ж порогових звуків можна виявити їх відмінності: на *II, 1, 2* ВСР виникають, але вони не звичайні, бо не мають першої фази, що є на дальших електрограмах. Ми цей факт пояснюємо тим, що у даному випадку ВСР виникає при меншій силі щигля ніж ПВ, тому він виникає окремо від ПВ. Таке пояснення підтверджують і електрограми *I, 1, 2*, одержані до отруєння кори стрихніном: при цих інтенсивностях щигля ПВ майже не виникають.

На нижніх електрограмах є інші відмінності ВП від ВСР: на пороговий щиголь ВСР відрізняється від наступних тим, що в нього перша фаза розширена і лінія переходу в другу фазу ламана (*IV, 1*). З цього можна гадати, що при дії порогових звуків швидкість виникнення ВСР не збігається з темпом розвитку другої фази ПВ, і тому на лінії, що їх з'єднує, з'являється злам. А вже на *IV, 2* цього не відбувається, оскільки ВСР добре зливається з другою фазою ПВ.

Отже, вивчаючи зміни ВСР на стимули наростаючої інтенсивності, можна дещо сказати і щодо природи ПВ. Різний генез ПВ та ВСР вказує, що у нестрихнінізованій слуховій корі на надходження специфічного аферентного залпу активуються не всі її елементи, здатні генерувати повільні електропотенціали, до яких належать ПВ та ВСР.

З рис. 1 добре видно й те, що у кожному окремому відведенні зміни амплітуди першої та другої фази не завжди узгоджені між собою. Наприклад, на *II, 2, 4, 5, 6* величина першої фази майже не змінюється, а друга фаза поступово збільшується в напрямку *1—5*, та на *6* вона зменшується.

Щодо розподілу електропотенціалу по рівнях кори під час ПВ і ВСР на щиглі різної сили, як свідчать електрограми, він в цілому не змінюється. Дійсно, послідовність та полярність фаз ПВ і ВСР на пороговий щиголь (45 дб) такі ж, як і у цих потенціалів при дії надпорогових звуків, хоч зміни величини фаз їх при підсиленні щиглів у різних, але одночасних відведеннях можуть бути різними, як було вказано вище. Наприклад, потенціал поверхні кори по відношенню до однієї глибини збільшується, а до другої — ні. Однак при цьому мак-

симум негативності під час, припустимо, першої фази завжди визначається на глибині кори 1,0—1,5 мм.

Досі йшлося про ВСР лише на щиглі. На рис. 2 наведені ВСР при дії різних звуків, тобто таких, що мають різну тривалість (шум і поштовхи) та частотну характеристику (шуми та чисті тони). У цьому досліді ПВ до стрихнінізації кори не виявлялися.

З рис. 2 видно, що характер змін ВСР на поодинокі щиглі (I),

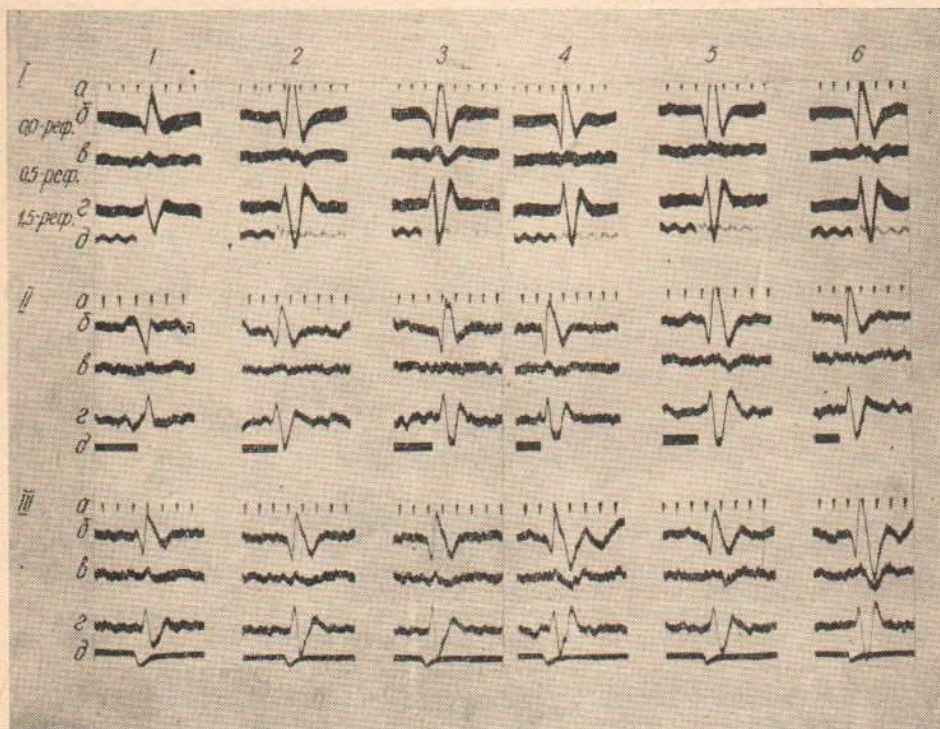


Рис. 2. Потенціали центра слухової кори на різні звуки (дослід від 26.VI 1962 р.).
I — ВСР на щиглі тієї ж інтенсивності, як і на рис. 1; II, III — ВСР на шум та тон 2 кГц інтенсивністю відповідно 45, 50, 60, 70, 80, 90 дБ. Інші позначення у тексті. Відстань від а до δ — 500 мкв.

на вмикання шуму (II) і чистого тону (III) різної інтенсивності майже не відрізняється від того, про який йшлося раніше (рис. 1).

Загальне збільшення латентності ВСР на тон ми пояснюємо тим, що при його вмиканні (див. «Методика») інтенсивність тону досягає порогової величини пізніше, ніж при вмиканні шуму або щигля.

На рис. 2 електрограми II, 3, 5; III, 3, 4 вказують, що ВСР може приєднуватися до ПВ не тільки під час першої половини другої фази ПВ (як на рис. 1, IV, 1), а й другої.

Нам хотілося б звернути увагу ще на одну обставину. За деякими припущеннями [11, 14], позитивний потенціал, що відводиться монополярно з поверхні кори (б), зумовлений фізичним відображенням глибинної негативності (г). З цього виходить, що чим вона більша, тим вищою повинна бути поверхнева позитивність. І цьому положенню відповідає більшість зареєстрованих потенціалів у відведенні, коли вони одночасно реєструвалися з поверхні і глибин кори по відношенню до референтного електрода, як на рис. 2.

Та в деяких випадках, на причину яких ми вказати не можемо, спостерігаються і відступи від цього правила. Наприклад, на рис. 2, *I*, *б*, 4 перша позитивна фаза на поверхні кори збільшилася щодо такої ж на *I*, *б*, 3, а відповідна їм глибинна негативна фаза *I*, *г*, 3, 4 залишалася без змін. Такі факти свідчать, що на поверхні кори існують якісь процеси, що впливають лише на фізичне формування поверхневої позитивності, яка відводиться по відношенню до референтного електрода (рис. 3).

Про стан ПВ і ВСР у різних ділянках первинної слухової зони кори під впливом шуму різної інтенсивності свідчать електрограми на

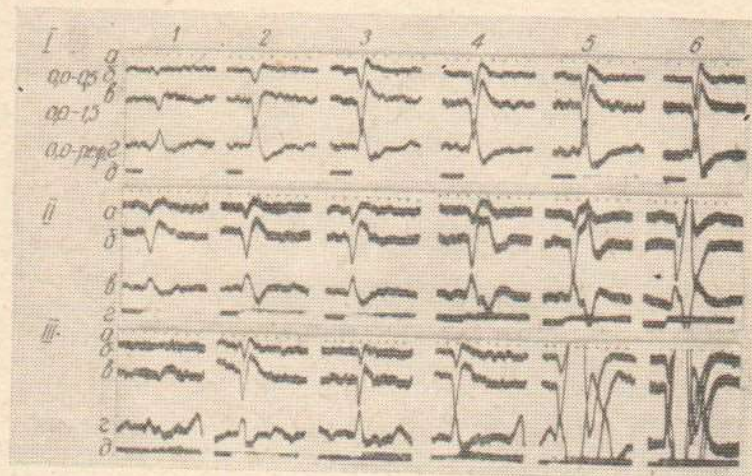


Рис. 3. Потенціали різних місць слухової кори до (*I*) і після (*II*, *III*) її стрихнінізації при дії шуму наростаючої інтенсивності (45–90 дБ). Позначення див. рис. 2.

рис. 3. На цьому наведені потенціали до (*I*) і після стрихнінізації (*II*) переднього відділу середньої ектосільвієвої закрутки, і після стрихнінізації її центра, в якому до цього ПВ не виявлялися.

Як добре видно з рис. 3, знову підтверджується різний генез ПВ і ВСР: останні виникають на більш інтенсивні шуми ніж ПВ.

Слід зазначити, що в частині дослідів ми спостерігали й таке: на пороговий звук виникає маленька ПВ і лише згодом (через різний час при неодноразових подачах звуку) виникає і зменшений ВСР. Особливо зручно спостерігати це на екрані катодного осцилографа: ПВ весь час виникають в тому самому місці екрана, а ВСР у різних місцях. Беручи до уваги різну латентність цих потенціалів, можна було б гадати, що це спонтанні стрихнінні розряди, та мала амплітуда фаз примушує віднести їх до порогових ВСР. Тим більше, що при наступному підсиленні шуму цей ВСР зливається з ПВ і стабільно виникає в тому ж самому місці екрана осцилографа.

На рис. 3 пороговий шум викликає у місцях відведення ПВ, які за своєю величиною відрізняються від потенціалів на 2–6 (у *I*, *1* навіть не виникає друга фаза). При підсиленні шуму у ПВ латентність зменшується до 10 мсек, а амплітуда їх збільшується і надалі змінюється незакономірно. Так само поведуться й виникаючі при цьому ВСР. З рис. 3 видно також, що розподіл електропотенціалу по глибинам кори під час ПВ та ВСР у різних ділянках первинної слухової кори однаковий. Якщо ми для прикладу візьмемо першу фазу, можна бачити,

що максимальна негативність у різних відділах закрутки виникає на тій самій глибині.

При порівнянні електрограм на рис. 1 (*I* і *II*) і 2 видно, що розподіл електропотенціалу під час ПВ і ВСР в одному місці однаковий при дії різних звуків. Ця обставина підкреслює, що ПВ і ВСР багато в чому схожі між собою.

Так само, як і на рис. 1 і 2, зміни амплітуди потенціалів на рис. 3 не завжди збігаються у різних біполярних відведеннях (*б*, *в*), зміни величини першої та другої фази не завжди корелюють, а їх зміни не завжди відповідають підвищенню інтенсивності шуму.

Крім того, привертає увагу і те, що зміни монополярно одержаних потенціалів (рис. 1 і 3) можуть не повторювати змін ПВ та ВСР, відведених біполярно. Це вказує, що процеси, які зумовлюють поверхневий потенціал, мають деякі відмінності від тих, що відзначаються у глибині кори.

Обговорення результатів дослідів

Якщо в цілому розглядати зміни ПВ та ВСР при дії звуків наростаючої інтенсивності, створюється враження, що вони дуже схожі з такими для потенціалів дії периферичного нерва при подразненні його електростимулами різної сили. В міру підсилення інтенсивності звукового стимулу амплітуда ПВ або ВСР збільшується до певного рівня, а потім залишається в межах норми (іноді і досить широких), незважаючи на те, що інтенсивність подразнення продовжує наростати. Ця обставина, на нашу думку, дуже вдало підтверджує постсинаптичний генез коркових повільних потенціалів [8, 11, 15], тобто те, що вони являють собою алгебраїчну суму постсинаптичних потенціалів різної полярності (беручи до уваги, що при цьому можуть активуватися де і гіперполяризуючі синапси [13]). Потенціал дії периферичного нерва теж, як відомо, являє собою суму потенціалів нервових волокон, з'єднаних між собою паралельно. Тому потенціал дії цілого нерва менший, ніж у поодинокого нервового волокна.

Кожний окремих корковий елемент має свої властивості і тому може мати різний поріг збудження. На цій підставі при впливі порогового звуку, коли по всьому слуховому тракту зменшується кількість активованих нейронів [16, 21, 22, 23], збуджується лише деяка частина цих елементів. Це призводить до збільшення латентності і зменшення амплітуди фаз ПВ або ВСР. При зростанні сили подразнення все більша кількість елементів починає діяти, і амплітуда потенціалів підвищується, латентність зменшується. Це триває доти, поки не активуються усі структури кори, здатні генерувати відповідний потенціал. З цього моменту зміни величини фаз ПВ чи ВСР вже більше залежать від властивостей усієї системи генеруючих їх елементів, ніж від росту інтенсивності подразнення.

Беручи до уваги, що при цьому ВСР менш мінливі, ніж ПВ, можна сказати, що у створенні ВСР беруть участь структури з більш однотипними властивостями, ніж ті, що формують ПВ.

Наші результати щодо різного генезу ПВ і ВСР збігаються з висновками інших дослідників [6, 14, 15]. Наші спостереження підтверджують також і те, що існує досить вузький діапазон інтенсивностей подразнення, починаючи з порогового, в межах якого і ПВ, і ВСР змінюються чітко, закономірно і статистично достовірно [1, 3, 4, 7, 20], а надалі вони вже змінюються незакономірно [2, 17, 19, 24].

Всі інші моменти, на які ми звертали увагу при розгляді експериментальних даних, також знаходять підтвердження в тій чи іншій формі в сучасній фізіологічній літературі.

Висновки

1. Зміни викликаних у різних місцях слухової кори стрихнінних потенціалів при дії звуків наростаючої інтенсивності нагадують відомі у фізіологічній літературі зміни первинних відповідей.

2. Відмінності змін стрихнінних розрядів від змін первинних відповідей при дії звуків різної сили свідчать про різний генез цих потенціалів.

3. Розподіл електропотенціалів по вертикалі кори під час згаданих потенціалів, викликаних різними звуками наростаючої інтенсивності, не змінюється, хоч виникнення потенціалу на кожній окремій глибині кори може мати свої особливості.

4. Розподіл електропотенціалу по глибинам кори під час повільних електрокоркових процесів можна розглядати як одну з найбільш стабільних їх характеристик.

Література

1. Альтман Я. А.— Электрофизиол. нервн. системы, Ростов-на-Дону, 1963, 9.
2. Артемьев В. В.— Основные вопросы электрофизиол. центр. нервной сист., К., 1962, 96.
3. Атаев М. М.— Биофизика, 1958, 3, 1, 68.
4. Гершуни Г. В.— Физиол. журн. СССР, 1967, 29, 5, 369.
5. Дембовецький О. Ф.— Физиол. журн. АН УРСР, 1967, 13, 3, 316.
6. Качуро И. И.— Физиол. журн. СССР, 1967, 53, 7, 769.
7. Клявина М. П., Образцова Г. А.— V Всес. конфер. по электрофизиол. центр. нервн. сист., Тбилиси, 1966, 152.
8. Кратин Ю. Г.— Электр. реакции мозга на тормозн. сигналы, М., 1967.
9. Нарикашвили С. П.— Труды Ин-та физиол. АН ГрузССР, 1956, 10, 73.
10. Полянский В. Б.— Журн. высш. нервн. деят., 1963, 13, 2, 301.
11. Ройтбак А. И.— Биоэлектр. явления в коре больш. полушарий, Тбилиси, 1955; Соврем. пробл. электрофизиол. исслед. центр. нервн. системы, М., 1964, 164.
12. Сторожук В. М.— Автореф. канд. дисс., К., 1962.
13. (Чанг Х. Г.) Chang H.— Проблемы соврем. физиол. нервн. и мышечной систем, Тбилиси, 1956, 43; Handbook of Physiol., 1959, 1, 1, 299.
14. Clare M., Bishop G.— J. Neurophysiol., 1954, 17, 1, 271.
15. Cobb W., Cowan W., Powell T., Wright M.— J. Physiol., 1955, 129, 2, 305.
16. Galambos R., Davis H.— J. Neurophysiol., 1943, 6, 1, 39.
17. Gumnit P.— J. Neurophysiol., 1961, 23, 6, 889.
18. Yamadaski T.— Oto-Rhyno-Laringol., 1963, 53, 1, 1162.
19. Raab D., Kiang N.— Am. J. Physiol., 1955, 183, 3, 652.
20. Rosner B., Schmidt E., Novak S., Allison T.— Am. J. Physiol., 1959, 196, 1083.
21. Tasaki I.— J. Neurophysiol., 1954, 17, 1, 94.
22. Towe A., Amassian V.— J. Neurophysiol., 1958, 21, 2, 292.
23. Towe A., Kennedy T.— Exptl. Neurol., 1961, 3, 6, 570.
24. Wright M., Andrew W., Jacobson J.— EEG Clin. Neurophysiol., 1954, 6, 4, 635.

Надійшла до редакції
5.III 1968 р.