

JATE Állatélettani Intézet és Kibernetikai Laboratórium

A hallókérgi kiváltott potenciálok frekvencia-  
függésének vizsgálata és modellezése

Fehér Ottó és Hunya Péter

Korábbi munkánk során megvizsgáltuk, hogy akusztikus ingerléssel és a corpus geniculatum mediale /CGM/ elektromos ingerlésével, anesztetizált macska hallókérgén kiváltott potenciálok amplitúdója hogyan függ az ingerek ismétlődésének gyakoriságától, tehát azok frekvenciájától. Elsősorban arra a kérdésre kívántunk választ kapni, hogy a frekvencia növekedésével beálló amplitúdó-csökkenés kimeríti-e a habituáció kritériumait. Kísérleteink során kiderült, hogy ez a frekvenciafüggés a habituáció Thompson és Spencer /1966./ által felállított kritériumainak csak részben tesz eleget. Az adatok összevetéséből arra következtetünk, hogy a jelenség oka szinaptikus depresszió, mely legnagyobb valószínűséggel a transzmitter raktár kimerüléséből ered. E feltevésre alapozva modellt dolgoztunk ki a thalamocorticalis afferensek végződéseinek transzmitter dinamikájára nézve, s a modell alapján számításon alapuló számításokat végeztünk. E számítások útján kapott frekvenciafüggési görbéket összehasonlítottuk a kísérleti görbékkel és megkíséreltük következtetések levonását a frekvenciafüggés természetét illetően.

M ó d s z e r

Mindkét nemű felnőtt macskákat 40 mg/kg Pentobarbital - Nalmal, vagy 80 mg/kg chloraloseval /Light et Co/ anesztetizáltunk. A kóponyatetót a légyszek eltávolítása után a gyrus ectosylvius fölött felnyitottuk, majd a dura matert is felmetszettük. Az állat fejét Kovács-féle stereotaxiás készülékben rögzítettük. Az állat jobb fülébe miniatűr

hangszórót helyeztünk, s azon keresztül koppanásszerű hangingereket gyakoroltunk. A hangszórót 1 msec szélességű és 35 V feszültségű impulzusokkal egy négyzögíngerlő táplálta. Más kísérletekben a corpus geniculatum medialét /MGB/ ingereltük 0.3 - 0.5 msec szélességű 7 - 15 V feszültségű impulzusokkal stereotaxiás módszer segítségével. Az MGB koordinátáit Jasper és Aymono Marsan /1960./ stereotaxiás atlaszából vettük.

Fenti két módon kiváltott potenciálokat a hallókéregről, a gyrus actosylvius anteriorról /AI/ regisztráltuk. Általában 1500-1800 u mélységből történtek az elvezetések, mivel itt, a kiváltott potenciálok keletkezési fókuszában a potenciálok alakját a térfogati vezető tulajdonságai kevésbé befolyásolják, mint a felszíni választ. Ingerlésre és elvezetésre DISA kétcsatornás Electromyographot, regisztrálásra Cossor camerát használtunk.

A kiváltott potenciálokból az egyes frekvenciák esetében /0.1-0.2-0.5-1.0-2.0-5.0-10.0 cps sorrend volt a leggyakoribb/ 25-100 tagu sorozatokat regisztráltunk filmen. A regisztrátumokat kivetítettük és egy frekvencia esetén állandó szintet mutató utolsó 20-25 potenciál amplitudóját állandó nagyítás mellett lemértük. Ebből átlagot és standard differenciát számoltunk. A frekvenciafüggés görbéket úgy kaptuk, hogy az egyes frekvenciáknál mikrovoltban kapott átlag-amplitudó értékeket az ordinátára, míg az abscissára az impulzusokat elválasztó idő logaritmusát mértük fel.

### E r e d m é n y e k

A koppanásszerű hangingerek és a CGM-re gyakorolt elektromos ingerek sorozatos alkalmazása esetén azok amplitudója jellegzetes exponenciális esést mutat. Ezt demonstrálja az 1. ábra a kísérletekben mért értékek alapján. A változás szabályosságát a biológiai variabilitás az alacsonyabb frekvenciáknál némileg elhomályosítja, de az 5 és 10 cps frekvenciák esetében ez már egészen nyilvánvaló. Az amplitudók végül is aszimptotikusan egy határértékhez látszanak közeledni, mely jellemző az

adott frekvenciára és minél mélyebb az anesztézia, annál kisebb variabilitást mutatnak.

Ha egy kísérletben tapasztalt ezen határértékeket tüntetjük fel az egyes impulzusokat elválasztó idő logaritmusának függvényében, megkapjuk az u.n. frekvenciafüggés-görbéket. Ezek általános képére jellemző, hogy nagyobb  $t$  értékeknél /alacsonyabb frekvenciáknál/ vízszintes egyenes szakaszt mutatnak, kisebb  $t$  értékek esetén pedig egy eléggé meredek, csaknem lineárisan eső szakaszba mennek át. Ez az inflexiós pont  $t = \log 3.0$  és  $\log 0.5$  között van. Magas frekvenciáknál  $t = \log 0.14 - 0.10$  között egy kevésbé kifejezett másik inflexiós pontot találunk. /2.és 3.ábra/

Ha a kéregre 1 %-os strychnin oldatot applikáltunk és a kiváltott strychnin potenciálok frekvenciafüggésének görbéit vettük fel, lényegében hasonló, de a lineárishoz közelebb eső görbét kaptunk /4.ábra/. Tekintve, hogy a strychnin a kérgi gátlásokat legalább is jelentős részben kikapcsolja, a frekvenciafüggés jelenségében a gátlásnak nem tulajdoníthatunk nagyobb szerepet. Az agykéregben lejátszódó folyamatok modellezésénél ezért a transzmitter felszabadulás és utántöltődés dinamikáját tartottuk alapvetőnek és az alábbi előfeltevésekből indultunk ki.

1. A thalamocorticalis végződésekből felszabaduló transzmitter postsynaptikus potenciálokot vált ki a IV-V rétegbeli kérgi neuronokon. A regisztrált kiváltott potenciál e postsynaptikus potenciálok összege. /Bremer, 1958./

2. A postsynaptikus potenciálok, s ennél fogva a kiváltott potenciálok amplitudója valamilyen módon arányos az őt előidéző transzmitter mennyiségével. Így utóbbira nézve tett kijelentéseknek formailag azonosoknak kell lenniök a potenciálok amplitudójára tettekkel. /Curtis, Eccles, 196./

3. Egyetlen impulzusra a végződésben jelenlevő transzmittermennyiség azonos hányada szabadul fel. /Perry, 1953./

4. A transzmitter raktár a pillanatnyi feltöltöttség mértékétől függő sebességgel töltődik fel.

5. A végződéses ingerületi állapota, mely alatt a transzmitter felszabadulása történik, mindig és minden végződésben azonos ideig tart.

Fenti előfeltevésekből kiindulva, az alábbi modellt állítottuk fel /5. ábra/:

C kondenzátor  $R_1$  ellenálláson keresztül  $U_0$  feszültségre töltődik fel a B telepből. Ekkor az S kapcsoló egy msec tartamu kapcsolásával a C kondenzátort az  $R_2$  ellenálláson keresztül kisütjük. A kisütés nyomán beálló feszültségváltozást G műszerrel mérjük. A C kondenzátor kisülés közbeni töltődését elhanyagolhatónak vesszük. Kisütések közbeni szünetekben a kondenzátor feltöltődik. Pillanatnyi töltése függ a feltöltő kör  $T_1 = R_1 C$  időállandójától és a kisütő kör  $T_2 = R_2 C$  időállandójától, továbbá a kisütések közötti  $t_1$  és a kisütés hosszát jelentő  $t_2$  idők hosszától. Ezek alapján a kondenzátor feszültsége a kisütés után

$$U_0 = U_0 e^{-\frac{t_2}{R_2 C}} \quad /1/$$

lesz, s feltöltődés után

$$U_C = U_0 / 1 - e^{-\frac{t_1}{R_1 C}} \quad /2/$$

lesz.

Könnyen belátható, hogyha a töltő kör időállandója hosszabb, mint a kisütő köré, akkor teljes visszatöltődés csak akkor lehetséges, ha a töltődésre rendelkezésre álló idő  $/t_1/$  annyiszor hosszabb a kisütésnél  $/t_2/$ , mint ahányszor a töltő kör időállandója  $/T_1/$  hosszabb a kisütő kör időállandójánál  $/T_2/$ .

Mivel ingerisméltések során a kiváltott potenciálok amplitúdója csökken, elsősorban azt a lehetőséget érdemes megfontolni, hogy a feltöltő kör időállandója jóval hosszabb, mint a kisütő köré, tehát a kondenzátor töltése minden feltöltődés után kisebb lesz, mint az előző feltöltődés után. A kiindulási összefüggések exponenciális jellegű-

ből viszont az is előrelátható, hogy a két egymást követő feltöltődés utáni feszültségek különbségei egyre kisebbek lesznek, ami az egyes kisütések feszültségét közel állandó szintre állítja be. Ezt szemlélteti az 5. ábra, melynek alsó görbéje a kondenzátor feszültségének változását ábrázolja. Mivel ez a feszültségcsökkenés arányos a kondenzátorból kiáramló töltések mennyiségével, ezt tekintjük az impulzusonkénti transzmitter felszabadulás analógiájának. A töltő és kisütő kör időállandójának arányát a példában 100 : 1-nek vettük, a frekvenciát 2 cps-nek.

Mivel kísérleteink során az egyes ingerfrekvenciákra jellemző értéként a kezdeti meredek esés utáni aszimptotikus szakaszt tekintettük, e modell működtetése kapcsán először azt kellett eldönteni, hogy

- a./ a kondenzátor feszültségváltozásait leíró függvénynek van-e határértéke, s ha van,
- b./ különböző frekvenciáknál kiszámított határértékek mutatnak-e az egyes ingereket elválasztó idő /reciprok frekvencia/ logaritmusával szemben a kísérletben tapasztalható hasonló függést.

Azon kérdésre nézve, hogy a kondenzátor feszültségcsökkenéseit leíró függvénynek van-e határértéke, a következő megfontolásokat végeztük.

A kapcsoló tartós zárása idején a kondenzátor feszültsége

$$U_2 = U_0 \frac{R_1}{R_1 + R_2} \quad /3/$$

értékre áll be. Legyen  $U_{C/i/}$  a kondenzátor töltése az  $i$ -edik feltöltődés után,  $U_{D/i/}$  az  $i$ -edik kisütés után. Legyen  $t_1$  a feltöltődés időtartama,  $t_2$  a kisütés időtartama,  $T_1$  a feltöltő,  $T_2$  a kisütő kör időállandója. Ezek alapján

$$U_{D/i/} = U_2 + U_{C/i/} - U_2 e^{-\frac{t_2}{T_2}} \quad /4/$$

$$U_{C/i/} = U_{D/i/} + U_0 - U_{D/i/} / 1 - e^{-\frac{t_1}{T_1}} \quad /5/$$

A kondenzátor töltése a sorozatos kisütések és feltöltések során egy határértékhez közeledik, éspedig az n-edik töltés után

$$\lim_{n \rightarrow \infty} U_C /n/ = U_C /0/ \lim_{n \rightarrow \infty} \alpha^{n+1} + K \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1 - \alpha^n}{1 - \alpha} \quad /6/$$

ha  $\alpha < 1$  akkor

$$\lim_{n \rightarrow \infty} U_C /n+1/ - U_C /n/ = 0 + K \frac{1}{1 - \alpha} \quad /7/$$

$$\alpha = e^{-\frac{t_2}{T_2} - \frac{t_1}{T_1}} \quad /8/$$

$$K = U_2 / 1 - e^{-\frac{t_2}{T_2}} / e^{-\frac{t_1}{T_1}} + U_0 / 1 - e^{-\frac{t_1}{T_1}} / \quad /9/$$

A töltések utáni feszültségeknek tehát jól definiálható határértéke van. A kisütések utáni feszültségek határértékére a következő kifejezés adódik:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} U_D /n/ = K \frac{e^{-\frac{t_2}{T_2}}}{1 - \alpha} + U_2 / 1 - e^{-\frac{t_2}{T_2}} / \quad /10/$$

Az n-edik kisüléskor létrejövő feszültségcsökkenésnek ezek után szintén van határértéke, éspedig:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} U /n/ = \lim_{n \rightarrow \infty} U_C /n/ - \lim_{n \rightarrow \infty} U_D /n/ \quad /11/$$

Ennek értékére az alábbi kifejezés adódik:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} U /n/ = U_0 \frac{T_1}{T_1 + T_2} \frac{1 - e^{-\frac{t_2}{T_2}} / 1 - e^{-\frac{t_1}{T_1}} /}{1 - e^{-\frac{t_2}{T_2}} e^{-\frac{t_1}{T_1}}} \quad /12/$$

Az itt részletezett modell alapján gépi számításokat végeztünk és a változóknak három sorozatát állítottuk fel. A töltő és kisütő kör időállandóinak aránya  $\frac{T_1}{T_2}$  / 100 és 1000 között, a kisütés idejének a kisütő kör időállandójához való viszonya  $\frac{t_2}{T_2}$  / 0.1 és 1.0 között, az impulzusokat elválasztó időtartamok pedig 0.1 - 100 sec között változnak.

A számítógép által produkált görbesereget az I. és a II. ábra mutatja be. A 6. ábrán a  $\frac{t_2}{T_2}$  viszont 1.0 értékben tartva  $\frac{T_1}{T_2}$  viszonyt változtattuk 100 és 1000 között. Látható, hogy ezen intervallumban növelve az arányt, a görbe leszálló szárának meredeksége és a legalacsonyabb frekvenciáknál elért amplitudó nem változik, csupán a görbe egésze tolódik el megfelelő mértékben balról jobbra. Másszóval a  $\frac{T_1}{T_2}$  egy nagyságrenddel történő növelésére az inflexiós pont egy nagyságrenddel magasabb értékre tolódik.

Figyelembevéve már most, hogy a kondenzátor teljes feltöltődéséhez, vagy kisüléséhez öt időállandónyi idő szükséges, nyilvánvaló, hogy a felső inflexiós pont abszcissa értéke megadja a töltő kör időállandójának ötszörös abszolút értékét akkor is, ha a  $\frac{T_1}{T_2}$  arány nem ismert. Ez lehetővé teszi kísérletileg kapott frekvencia függés görbék alapján is a transzmitter utánatöltődés időállandójának meghatározását, illetve azon tényezők vizsgálatát, melyek az utánatöltődés sebességére hatnak.

Ha változatlan  $\frac{T_1}{T_2}$  arány mellett a kisülési idő és a kisütő kör időállandója közötti arányt változtatjuk  $\frac{t_2}{T_2} = 0.1 - 1.0$  értékek között, a 7. ábrán látható görbesereget kapjuk. A  $\frac{T_1}{T_2}$  állandóságának megfelelően a felső inflexiós pont helye itt változatlan, de a vízszintes szakasz magassága az arány növekedésével együtt emelkedik, a görbék meredeksége nő. Utóbbi kifejezhető az inflexiós ponthoz és a log 0.1 sec-hoz tartozó amplitudó érték között húzott egyenes meredekségével. A számított görbéken ez két nagyságrend áthidalását jelenti. Ha a modellt az agykérgi folyamatokra nézve érvényesnek tekintjük, a kísérleti uton kapott frekvenciafüggés görbék ily módon értelmezett meredekségéből megkaphatjuk a  $\frac{t_2}{T_2}$  arányt. A  $\frac{T_1}{T_2}$  arány változása, mivel az a görbét

csak az abszcisszáival párhuzamosan tolja el, a  $\frac{t_2}{T_2}$  arányt nem befolyásolja.

A 8. ábra a frekvenciafüggés görbe meredekségének és a  $\frac{t_2}{T_2}$  arányának összefüggését mutatja, ha az ordinata értékeket oly módon kaptuk, hogy az inflexiós pontnál mért amplitudó értéket elosztottuk a két nagyságrenddel kisebb  $t_1$ -nél mért amplitudóval. Ez reményt nyújt arra, hogy egy kísérletben kapott frekvenciafüggés görbéből, ha annak inflexiós pontját megtaláljuk, és menetét ettől számítva két nagyságrenden keresztül követni tudjuk, meghatározzuk a  $\frac{t_2}{T_2}$  arányt.

Ha az inflexiós ponttól magasabb frekvenciák felé a görbe nem terjed ki két nagyságrendre, más módszert alkalmazhatunk a  $\frac{t_2}{T_2}$  meghatározására.

Mint a 9. ábra mutatja, 10 cps frekvencia esetén a sorozat első és második tagja közötti százalékos különbség kevéssé függ a  $\frac{T_1}{T_2}$ -től és gyakorlatilag a  $\frac{t_2}{T_2}$  függvénye. Ha tehát a frekvenciafüggés vizsgálatakor a 10 cps-sel felvett sorozat első két tagját regisztráljuk és az elsőt 100 %-nak véve, a százalékos különbségüket kiszámítjuk a  $\frac{t_2}{T_2}$ -t meghatározhatjuk.

Ha a töltőtelep feszültségét növeljük, s a kondenzátor kiindulási feszültsége, s az összes feszültségváltozások értékei megfelelően nőnek, ilyenkor sem az inflexiós pontok helye, sem a fenti értelemben számított meredekség nem változik. Ez egyszerűen belátható, így grafikus illusztrációt erre nem alkalmazunk.

Fentiek alapján két kérdés merül fel:

a./ hogyan határozhatók meg a modell paraméterei:

$T_1$ ,  $T_2$ ,  $t_2$ ,  $\frac{T_1}{T_2}$ ,  $\frac{t_2}{T_2}$  a kísérleti görbéken, és

b./ ha ezeket meghatároztuk, hogy értelmezzük azokat,

s milyen információkat nyújtanak az agykérgi fo-

lyamatokról, illetve azok neuronális substratumáról ?

Ha most a hallókéregről regisztrált és itt példaként felhozott akusztikus és CGM potenciálok frekvenciafüggésének paramétereit kísérreljük meg meghatározni módszerünk alapján, a következő eredményeket kapjuk.



A CGM ingerlésével kapott potenciálok frekvenciafüggés görbéje /2.ábra/ 10 sec impulzus intervallumnál mutat inflexiós pontot, így a  $\frac{T_1}{T_2}$  értéke  $10/5 = 2$  sec-nak adódik jó közelítéssel. A  $T_2$  értéke ismeretlen, s a görbéből közvetlenül nem határozható meg. Fentiek alapján azonban a  $\frac{t_2}{T_2}$  arány két uton is meghatározható, ami megmutatja, hogy egy impulzusra a jelenlevő transzmitter tartalék hány százaléka szabadul fel. A  $\frac{t_2}{T_2}$  arány tehát a végződés membránjának permeabilitását fejezi ki, az átvivő anyaggal szemben. Ha a rövidzár idejét a  $t_2$  -t analognak vesszük a csúcspotenciál időtartamával, mely alatt az átvivőanyag felszabadul, úgy azt egységesen 2,0 msec-nak vehetjük, s a  $\frac{t_2}{T_2}$  arány ismeretében a  $T_2$  jó közelítéssel megbecsülhető. A CGM potenciálok esetében a  $\frac{t_2}{T_2}$  0.63-nak adódik, ami azt jelenti, hogy a végződésben jelenlevő transzmitter tartaléknak 47.0 %-a szabadul fel egyetlen impulzusra. A  $T_2$  értékére így 3.18 msec becsült értéket kapjuk, s a  $\frac{T_1}{T_2}$  arány ezek szerint 63o-al egyenlő.

A kiváltott potenciálok esetében /3.ábra/ az inflexiós pont 500 msec-nál van, a  $T_1$  így 100 msec körüli értéknek adódik. A  $\frac{t_1}{T_2}$  értékét itt a 10 cps-nél mért 1. és 2. impulzus százalékos különbségéből kell meghatározni. Az első impulzus amplitudója 396  $\mu V$ , a másodiké 119  $\mu V$ , a különbség így az első impulzust 100 %-nak véve, 70 %. Ez a 9.ábrán közölt diagramm szerint  $\frac{t_2}{T_2} = 1.2$ -nek felel meg, s egyben azt jelenti, hogy egyetlen impulzus az aktuálisan jelenlevő transzmitter tartalék 70 %-át üríti ki. Ha a  $t_2$  abszolút nagyságát itt is 2.0 msec-re becsüljük, úgy a  $T_2$  1.67 msec-nak, a  $\frac{T_1}{T_2} = 60$ -nak adódik. Ez meglehetősen nagy mértékben eltér a CGM potenciálok, esetében kapott értéktől, de ebben nyilvánvalóan része van annak is, hogy a két frekvenciafüggés-görbe két különböző kísérletből származik. Fiziológiai szempontból érdekesnek látszik a két módon nyert kiváltott potenciál frekvenciafüggésének ugyanazon állaton való összehasonlítása.

### M e g b e s z é l é s

A modell több komoly egyszerűsítő feltevés alapján volt csak felállítható. Kétségtelen, hogy ilyen egyszerűsítő feltevések az egyes neuronokra, vagy reflexivekre nézve aligha állják meg a helyüket, de nagyobb eséllyel alkalmazhatók nagy neuronpopulációkra, melyek működési paraméterei a fiziológiai állapot stabilitásának biztosítása esetén statisztikus összegükben állandónak tekinthetők. Különösképpen áll ez a 2. és 5. feltevésre, mely a postsynaptikus, illetve a presynaptikus membrán ingerelhetőségének és permeabilitásának viszonylagos állandóságát posztulálja, legalább is a kísérleti beavatkozások tartamára.

Minden modell értékét az határozza meg, hogy az általa analógizált működések mennyire alapvetőek, illetve azokat milyen hűséggel képes ábrázolni; elvárjuk a modelltől, hogy a vizsgált rendszer viselkedését meg tudja jósolni olyan működési feltételek mellett, melyek között a modell alapjául szolgáló kísérletek történtek.

Ennek alapja, hogy a modellben alkalmazott paramétereket a vizsgált rendszerben értelmezni tudjuk és a rendszer esetleges funkcióváltozásait e paraméterek változásának következményeként tekinthessük.

A  $T_1$  a kondenzátor feltöltődésének időállandója, a transzmitter szintézis és raktározás sebességével analóg. Az  $U_0$  feszültség a raktár nyugalmi feltöltöttségével, az  $U$  feszültség pedig annak működés közbeni aktuális feltöltöttségi fokával van analógiában. Minden tényező, mely a transzmitter szintézisét befolyásolja, a  $T_1$  kísérletileg meghatározható értékét változtatja. A  $T_2$  az átvivőanyag felszabadulásának időállandója, kísérletileg nem lehet meghatározni, csupán számítás alapján becsülhető fel értéke. A  $t_2$  a rövidzár időtartamát jelenti, mely alatt a kondenzátor kiürül. Az idegi működésben ennek a csúcspotenciál időtartama felel meg, mely alatt a transzmitter felszabadulása megtörténik. Az agykérgi neuronoknál ez kb. 2.0 msec-nak felel meg. A  $1 - e^{-\frac{t_2}{T_2}}$  /

értékarány, mely kísérletileg közvetlenül meghatározható, megfelel a transzmitter azon hányadának, mely a végződésből egy impulzus hatására felszabadul. A transzmitter felszabadulását befolyásoló tényezők /permeabilitás, membránpotenciál és csúcpotenciál értéke/ hatásukat a  $\frac{t_2}{T_2}$ , illetve az általa meghatározott paraméterre fogják kifejteni.

Ha a  $t_2$  -t egységesen 2.0 msec-nak becsüljük, úgy a fenti arány ismeretében a  $T_2$  értéke is kiszámítható.

Az anesztézia kellő fokán levő agykéreg, mely a kiváltott potenciálokat egyenletes minőségben, nagyobb variabilitás nélkül produkálja, alkalmas a kérgi transzmitter dinamika főbb paramétereinek meghatározására. Ilymódon felderíthetővé válik mindazon kémiai és fiziológiai hatások mechanizmusa, melyek e dinamika egy, vagy több momentumára hatva, a kérgi tevékenységet módosítják.

A narkózis és az ingerlés együttes hatása felszínre hozza egy bizonyos kérgi synapsis típus: a thalamocorticalis afferensek és a IV-V. rétegbeli pyramis sejtek synapszisának tevékenységét és lehetővé teszi vizsgálatát szinaptológiai szempontból. Azt, hogy e modell milyen értéket képvisel a kérgi szinaptológia terén, a jövő kísérleteinek kell megmutatniuk.

Hasonló jellegű modellt a neuromuscularis junctióra Kruckenberg és mtsa /1968./ állított fel.

I R O D A L O M

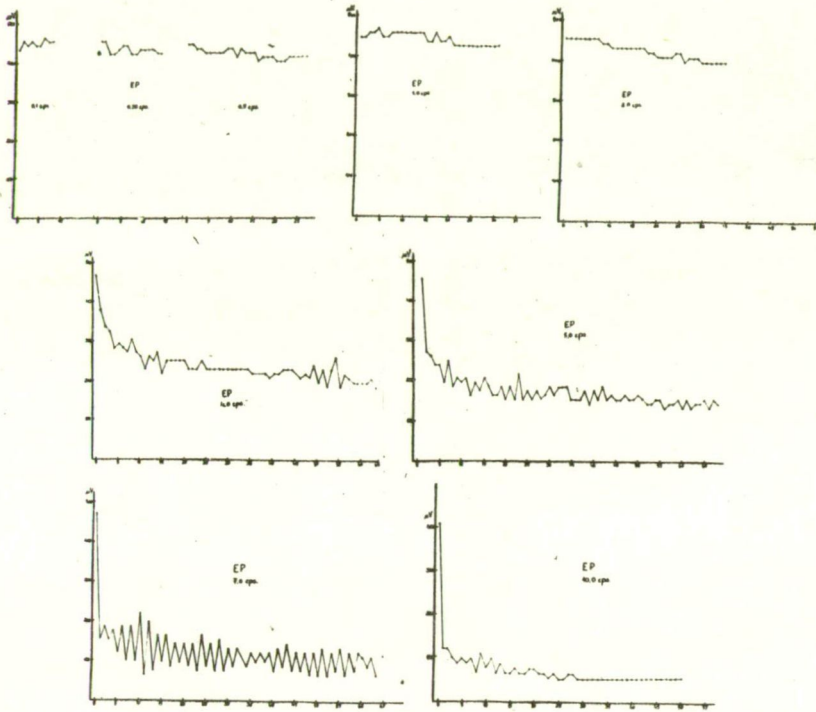
- Bremer, F.: Cerebral and cerebellar potentials.  
Physiol. Rev. 38. 357-388. /1958./
- Curtis, D.R., Eccles, J.C.: Synaptic action during  
and after repetitive stimulation.  
J. Physiol. 150. 374-398. /1960./
- Jasper, H.H., Aymone-Marsan, C.: A stereotaxic atlas  
of the diencephalon of the cat. NRC of  
Canada, Ottawa. /1960./
- Kruckenberg, P., Sandweg, R.: An analog model for  
acetylcholine release by motor nerve endings.  
J. Theoret. Biol. 19. 327-332. /1968./
- Perry, W.L.M.: Acetylcholine release in the cat's  
superior cervical ganglion. J. Physiol.  
119. 439-454. /1953./
- Thompson, R.F., Spencer, W.A.: Habituation: a model  
phenomenon for the study of neuronal substrates  
of behaviour, Psychol. Rev. 173. 16-43.  
/1966./

Á B R A S Z Ö V E G E K

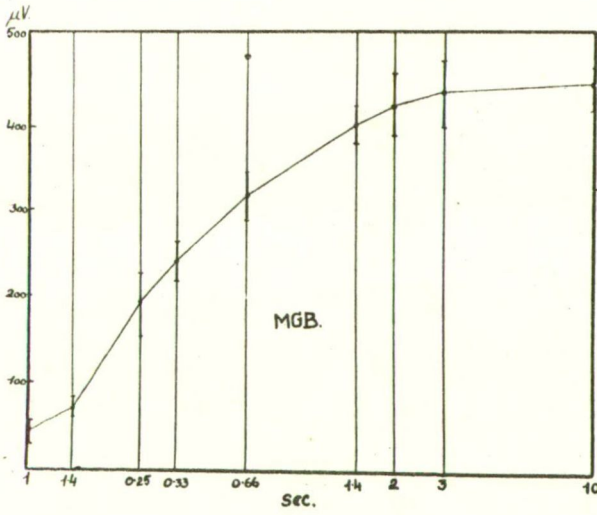
1. ábra. Akusztikus kiváltott potenciálok amplitudójának változása különböző frekvenciájú ingerlések során. Ordináta: amplitudó  $\mu\text{V}$ -ban, abscissa: az alkalmazott ingerek sorozása. Az ingerlés frekvenciája minden diagrammon feltüntetve. Az abscissa nem időarányos.
2. ábra. A CGM ingerlésével kiváltott potenciálok frekvenciafüggése. Ordinata: a különböző frekvenciájú ingerléseknél kapott amplitudó határértékek, abscissa: az egyes ingereket elválasztó idő logaritmus.
3. ábra. Akusztikus kiváltott potenciálok frekvenciafüggése. Jelölések ugyanazok, mint a 2. ábrán.
4. ábra. Strychnin-potenciálok frekvenciafüggése. Jelölések ugyanazok, mint a 2. ábrán.
5. ábra. Felső rész: a transzmitter dinamika modellje és a működését leíró egyenletek. Magyarázat a szövegben. Alsó rész: a kondenzátor feszültségének változásai az ábrán jelzett paraméterek mellett.
6. ábra. A géppel számított frekvenciafüggés görbék az ábrán jelzett paraméterek mellett. Ordinata: amplitudó határértékek tetszőleges egységekben, abscissa: az ingereket elválasztó idő sec.-ban.
7. ábra. Géppel számított frekvenciafüggés görbék az ábrán jelzett paraméterek mellett. Jelölések ugyanazok, mint a 6. ábrán. Magyarázat a szövegben.

8. ábra. Az inflexiós pontnál és a tőle két nagyságrenddel kisebb ingerközti időnél mért amplitudók aránya /ordinata/ és a végződésből egy impulzusra kiürülő transzmitter hányad /abscissa alsó számok/ ill. a  $\frac{t_2}{T_2}$  /abscissa felső számok/ összefüggése.

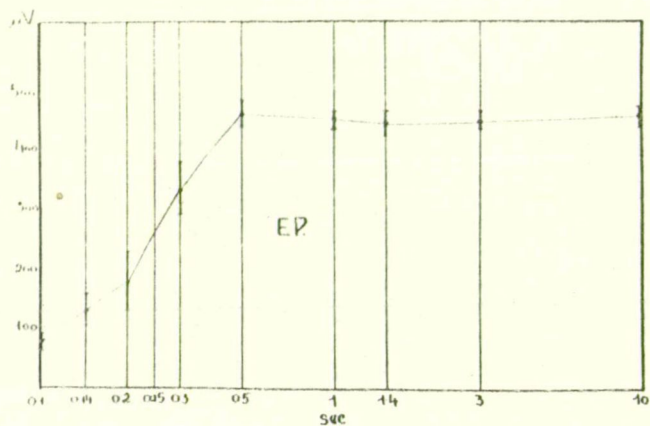
9. ábra. A 10 cps frekvenciánál mért 1. és 2. impulzus százalékos különbsége /ordinata/ és a  $\frac{t_2}{T_2}$  arány /abscissa/ összefüggése.



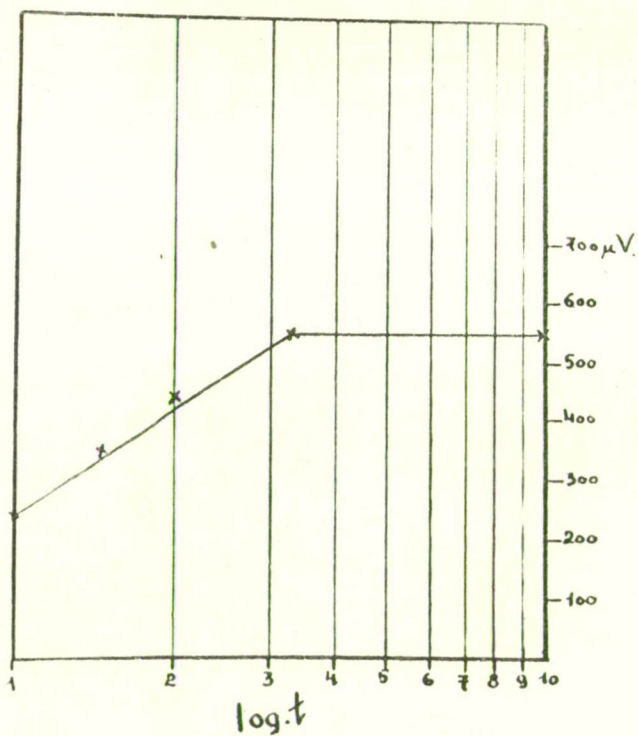
1. ábra



2. ábra

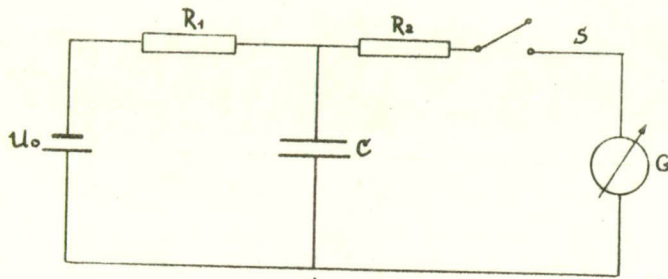


3. ábra



4. ábra

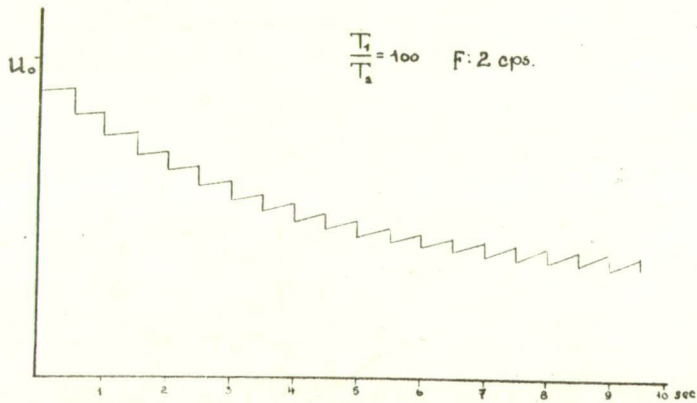




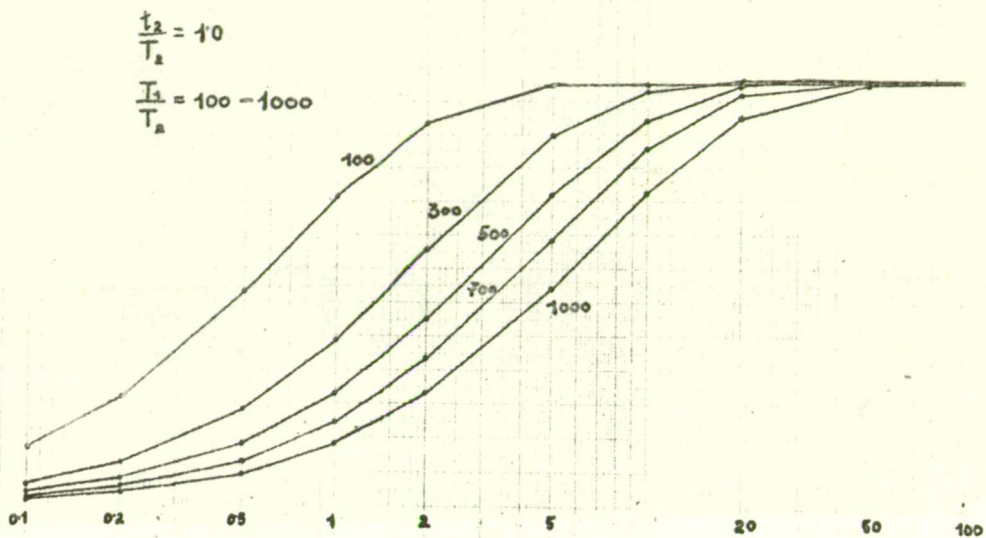
$$U_2 = U_0 e^{-\frac{t_2}{R_2 C}} \quad (1)$$

$$U_C = U_0 (1 - e^{-\frac{t_1}{R_1 C}}) \quad (2)$$

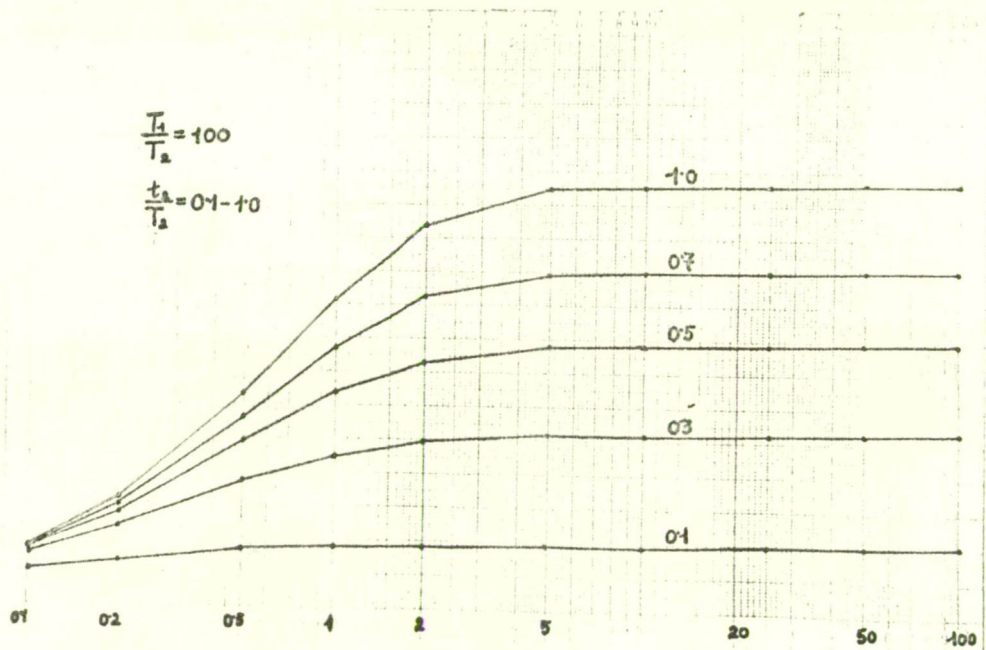
$$F = \frac{1}{T_1}$$



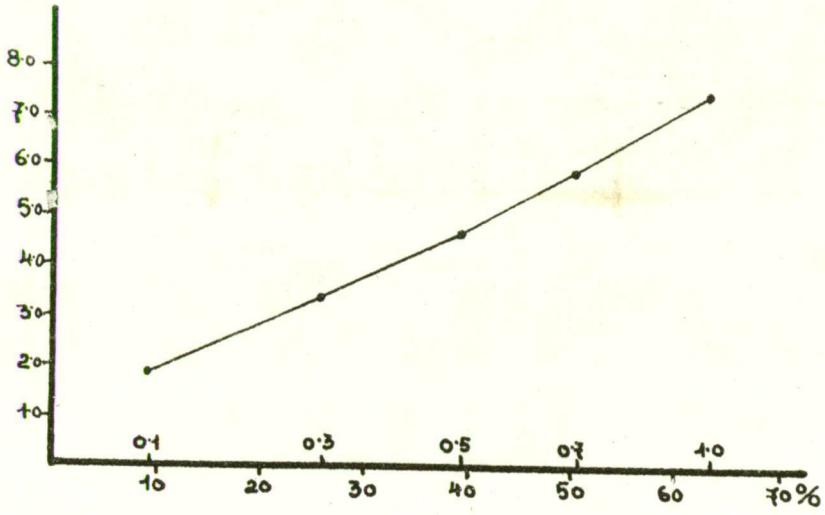
5. ábra



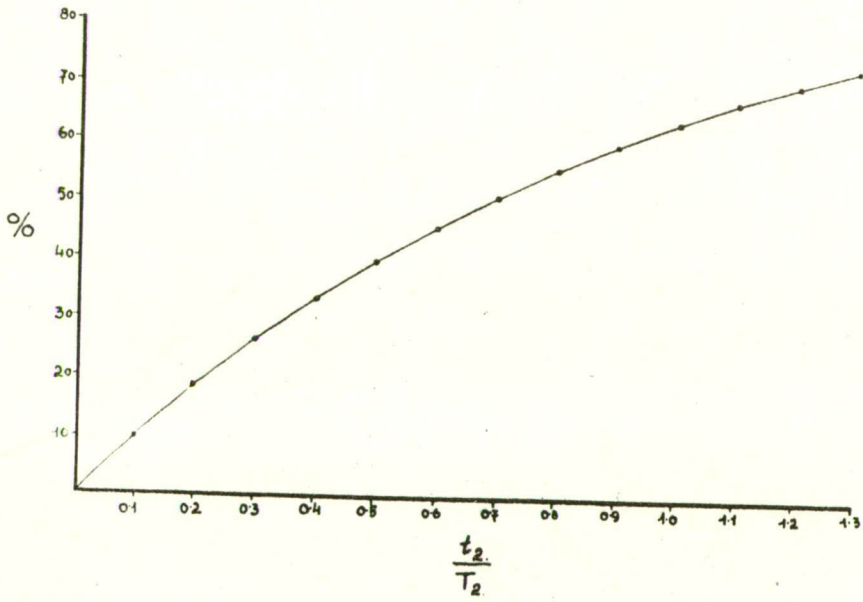
6. ábra



7. ábra



8. ábra



9. ábra

