

УДК 612.821

## ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

С. А. Арутюнян

**Исследование фоновой электрической ритмики коры мозга  
и некоторых подкорковых структур при выработке  
условных рефлексов у кошек**

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР С. А. Бакунцем 20/II 1969)

Задачей электрофизиологических исследований процессов высшей нервной деятельности является раскрытие интимных механизмов временной связи и выяснение роли различных отделов центральной нервной системы в ее формировании и упрочении. Для решения этих задач, прежде всего необходимо выяснить каковы электрофизиологические корреляты процессов возбуждения и торможения. Большинство исследователей рассматривает реакцию десинхронизации электрической активности, как проявление процесса возбуждения (<sup>1-3</sup> и др.). Тормозные процессы чаще связывают с замедлением фоновой ритмики и возрастанием амплитуды колебаний (<sup>4-10</sup> и др.). Однако в литературе известны исследования, показавшие снижение уровня возбудимости корковых структур во время реакции десинхронизации (<sup>11, 12</sup>).

На основании вышеизложенного можно заключить, что реакция десинхронизации не всегда отражает процесс возбуждения и может включать в себя тормозные компоненты. Многочисленные исследования, выполненные в этом направлении выявили ряд особенностей, однако, ввиду неоднородности полученных результатов, изучение данной проблемы требует дальнейшей разработки.

Настоящая работа посвящена исследованию фоновой электрической активности различных отделов головного мозга в связи с выработкой положительных и тормозных условных рефлексов. Опыты проводились на 12 взрослых кошках с хронически вживленными электродами в зрительные, слуховые, двигательные и ассоциативные области коры, а также в наружное коленчатое тело и ретикулярную формацию среднего мозга. Спонтанная электрическая активность регистрировалась монополярно на четырехканальном электроэнцефалографе.

В первой серии экспериментов исследовалось изменение фоновой ритмики при угашении ориентировочной реакции на световые вспышки с частотой 1 и 2 в секунду. После полного угашения ориентировочной

реакции (120—150 применений «индифферентных» раздражителей) производилась выработка двигательного-пищевого условного рефлекса на световые вспышки с частотой 1 *имп/сек*. Сначала вырабатывался совпадающий условный рефлекс, затем после 15—20 сочетаний постепенно отставлялось безусловное подкрепление и производилась выработка условного рефлекса с десятисекундным отставлением. После упрочения положительной условнорефлекторной реакции предпринималась выработка дифференцировки на световые вспышки с частотой 2 *имп/сек*. Эксперименты завершались исследованием динамики фоновой ритмики при угашении положительного условного рефлекса.

В условиях описанной выше методики световые вспышки с частотой 1 и 2 *имп/сек* при первых применениях вызывали ориентировочную реакцию животного в виде настораживания, поворота головы в сторону источника раздражения и пр. При этом в электрической активности всех исследуемых областей наблюдалась генерализованная десинхронизация фоновой ритмики (рис. 1). В процессе угашения ориентировочной реак-

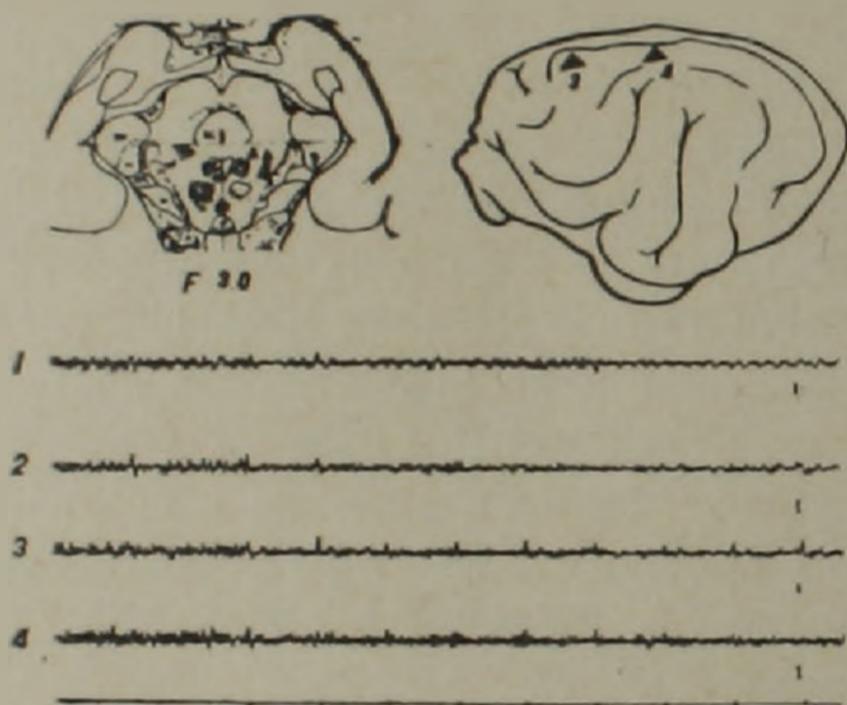


Рис. 1. Динамика фоновой активности при угашении ориентировочной реакции на вспышки света с частотой 1 *имп/сек* у кошек в хроническом эксперименте. Регистрировалась электрическая активность сетевидного образования (1, 2) и супрасильвиевой извилины (3, 4) левого полушария головного мозга.

В данном рисунке и на всех последующих: отметка светового раздражения на нижней кривой в виде вертикальных черточек; калибровка 100 *мкв*; отметка времени 1 *сек*; отклонение вверх — отрицательность под активным электродом. На схеме мозга показаны пункты отведения электрической активности

ции генерализованная десинхронизация постепенно, начиная с ретикулярных структур среднего мозга, сменялась локальной блокадой, ограниченной зрительными проекциями коры больших полушарий. Полное угашение ориентировочной реакции сопровождалось в зрительных отведениях развитием залпов веретеновидной активности и медленных колебаний в остальных корковых и подкорковых структурах (рис. 2). Первые совпадающие сочетания световых вспышек с кормлением приводили к возобновлению реакции десинхронизации во всех исследуемых структурах. Однако, по мере выработки положительного условного рефлекса с

десятисекундным отставлением, реакция десинхронизации ограничивалась зрительными и двигательными проекциями коры и выявлялась только к концу изолированного действия условного раздражителя (рис. 3). После упрочения отставленного условного рефлекса изолированное действие сигнального раздражителя сопровождалось в зрительной коре

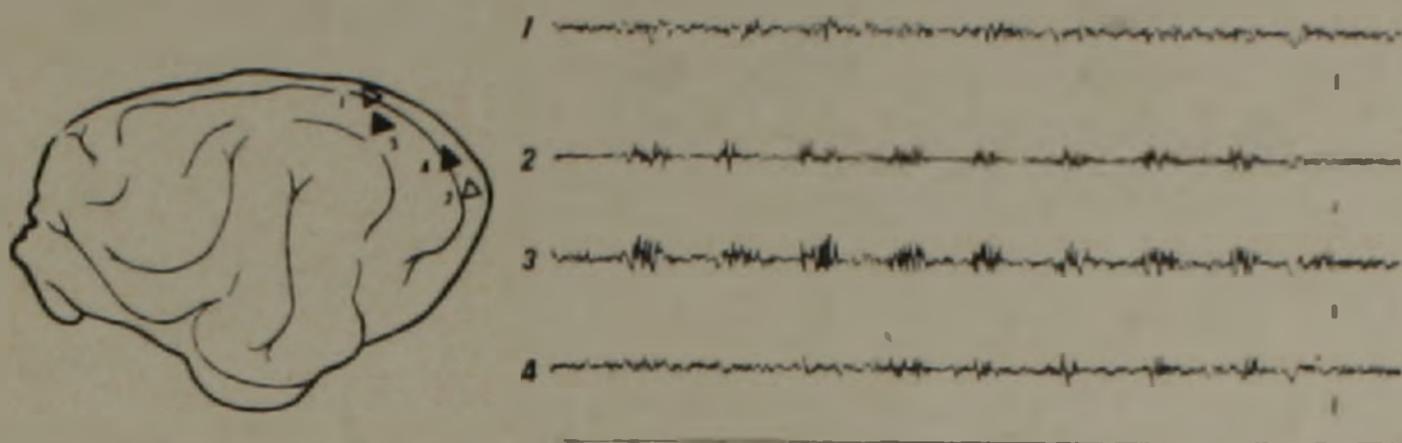


Рис. 2. Динамика фоновой активности при угашении ориентировочной реакции на световые вспышки с частотой 1 имп/сек у кошки в хроническом эксперименте. Выявление вспышек веретеновидной активности после угашения ориентировочной реакции (100—200 применений).

Регистрировалась электрическая активность латеральной извилины правого (1, 2 — белые треугольники на схеме) и левого (3, 4 — черные треугольники) полушарий коры головного мозга

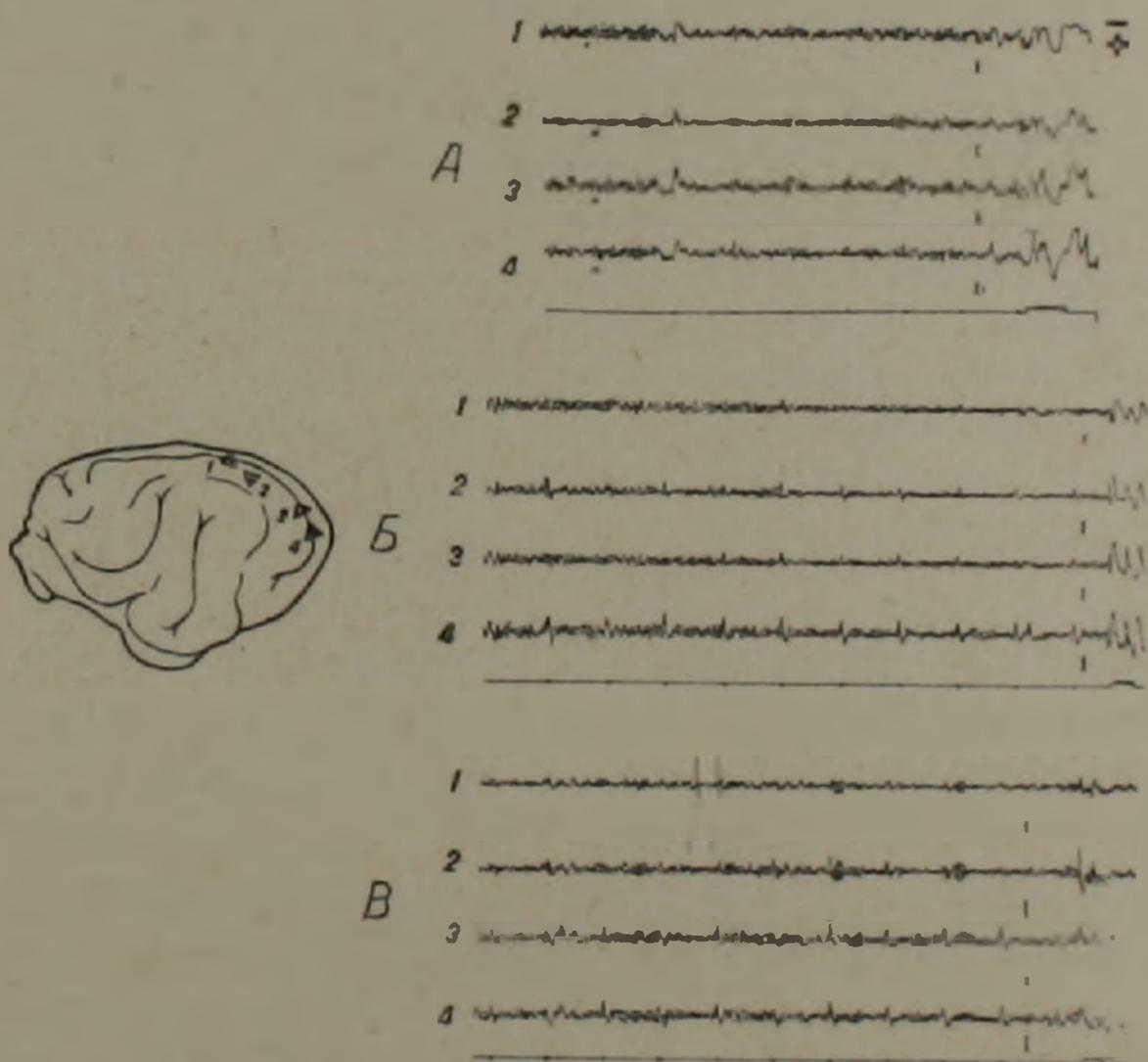


Рис. 3. Динамика фоновой активности при выработке отставленного двигательного пищевого условного рефлекса на вспышки света с частотой 1 имп/сек.

А — начальный период выработки двигательного пищевого условного рефлекса (5—20 применений); Б — средняя фаза выработки двигательного пищевого условного рефлекса (50—120 сочетаний); В — состояние упрочения отставленного двигательного пищевого условного рефлекса (120—300 сочетаний). Регистрировалась электрическая активность латеральной извилины правого (1, 2 — белые треугольники) и левого (3, 4 — черные треугольники) полушарий головного мозга

вспышками веретеновидной активности, которые следовали за первичными ответами и прекращались только при подсоединении безусловного раздражителя. Одновременно во всех остальных отведениях предъявление условного раздражителя либо не меняло исходной фоновой ритмики, либо несколько замедляло ее.

Первые применения дифференцировочного раздражителя вновь вызвали генерализованную десинхронизацию фоновой ритмики во всех исследуемых областях мозга. После упрочения дифференцировки применение отрицательного условного сигнала вызывало в зрительных проекциях развитие веретен, при этом в других отведениях заметных изменений не наблюдалось. Отмечалось также общее замедление фоновой ритмики (рис. 4).

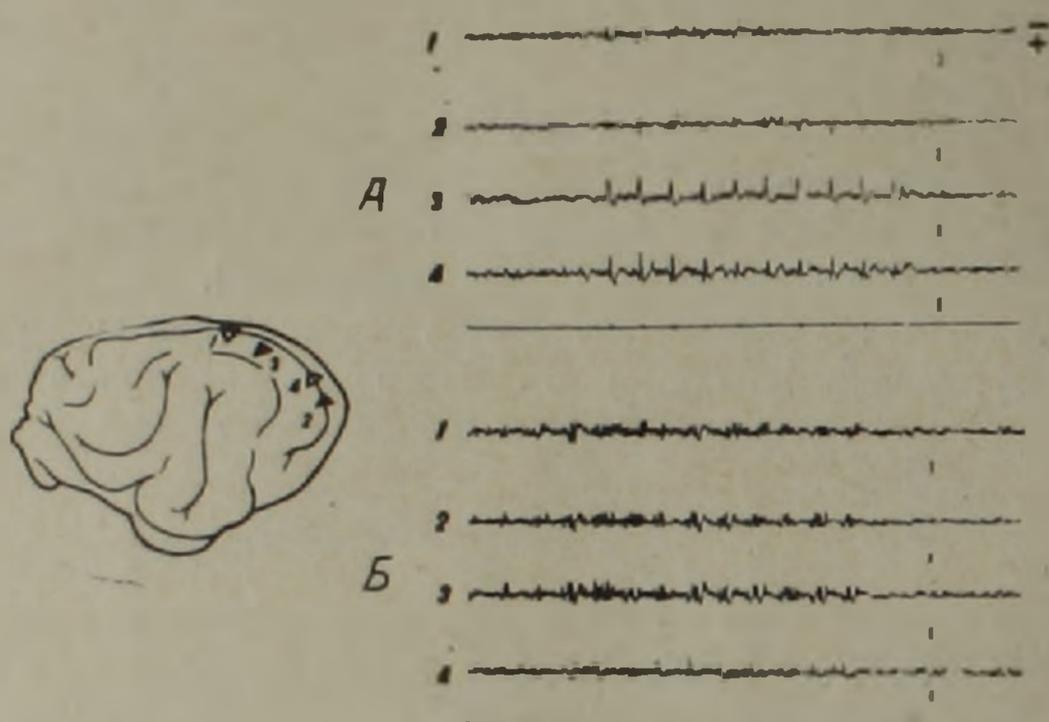


Рис. 4. Динамика фоновой активности при выработке дифференцировочного торможения на световые вспышки с частотой 2 имп/сек.

А — первые предъявления дифференцировочного раздражителя (1—20 применений);  
 Б — стадия упрочения дифференцировочного раздражителя (120—300 применений).  
 Регистровалась электрическая активность латеральной извилины правого (1, 2 — белые треугольники) и левого (3, 4 — черные треугольники) полушарий головного мозга

Применение условного сигнала без последующего безусловного подкрепления вновь вызывало десинхронизацию фоновой ритмики, которая начиналась в ретикулярных структурах среднего мозга и ассоциативных областях коры. По мере дальнейших применений изолированного действия условного раздражителя десинхронизация фоновой ритмики распространялась на все остальные отведения. Упрочение угасательного торможения сопровождалось в зрительных областях выявлением ритмических вспышек, а в остальных исследуемых пунктах — общим замедлением фоновой ритмики.

Первые применения внешних раздражителей сопровождалась генерализованной десинхронизацией фоновой ритмики. Это объясняется тем, что афферентное раздражение, поступая в ретикулярную формацию среднего мозга, действует на кору и подкорковые структуры через восходящую диффузную активирующую систему и вызывает генерализованную десинхронизацию электрической активности головного мозга (1).

Обнаружено также, что афферентный сигнал одновременно возбуждает и таламическую ретикулярную систему, ответственную за локальную блокаду соответствующего пункта коры больших полушарий (13). Следовательно, в наших экспериментах генерализованную десинхронизацию фоновой ритмики, регистрируемую на начальной стадии угашения ориентировочной реакции, выработки положительного условного рефлекса и дифференцировочного торможения, а также угашения двигательного пищевого рефлекса, можно объяснить активацией среднемозговой ретикулярной формации, обусловленной применением нового раздражителя. По мере упрочения исследованных видов условнорефлекторных реакций генерализованная десинхронизация уступала место локальной активации, ограниченной зрительной областью коры больших полушарий. Можно предположить, что повторение «индифферентного» сигнала постепенно затормаживает активирующую ретикулярную систему и тем самым препятствует выявлению генерализованной десинхронизации электрической активности мозга. Одновременно тот же сигнал продолжает возбуждать ретикулярную систему таламуса и поскольку этот эффект уже не маскируется генерализованной десинхронизацией мезенцефалического происхождения, то имеет место локальная блокада электрической активности соответствующей специфической области коры (14).

Дальнейшее возрастание числа применений «индифферентных» раздражителей (120—200) в наших экспериментах приводило к выявлению вспышек веретен, следующих непосредственно за первичными потенциалами. На той же стадии исследования, во всех остальных отведениях, регистрировались высокоамплитудные медленные волны. Подобное явление, на наш взгляд, можно объяснить постепенно нарастающим перевесом тормозного компонента этого сложного восходящего влияния неспецифической системы.

Таким образом, на основании всего вышесказанного, можно прийти к заключению, что наиболее общим электрофизиологическим проявлением возбудительных процессов в фоновой ритмике является сдвиг в сторону более высоких частот. Тормозные реакции отражаются в электроэнцефалограмме превалированием более редких ритмов, а также выявлением в зрительных областях коры вспышек веретеновидной активности.

Сходство в электрографическом проявлении различных видов внутреннего торможения подтверждает, на наш взгляд, генетическую общность и происхождения.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели  
Академии наук Армянской ССР

Ուղեղի կեղևի և մի քանի էնթալեղևային գոյացությունների ֆոնային էլեկտրական ակտիվության ուսումնասիրությունը կատուների մոտ պայմանական ռեֆլեքսների մշակման պայմաններում

Ներկա աշխատանքը նվիրված է գլխուղեղի տարրեր հատվածների ֆոնային էլեկտրական ակտիվության ուսումնասիրմանը՝ կապված դրական և բացասական պայմանական ռեֆլեքսների մշակման հետ:

Փորձերը կատարվել են հասուն կատուների վրա կեղևի տեսողական, լսողական, շարժիչ և ասոցիատիվ զոնաներում, ինչպես նաև արտաքին ծնկաձև մարմնում և միջին ուղեղի ցանցաձև գոյացությունում քրոնիկ փորձի պայմաններում:

Ներկա հետազոտության արդյունքների հիման վրա կարելի է եզրակացնել, որ ֆոնային ռիթմիկայի դրդիչ պրոցեսների առավել ընդհանուր էլեկտրոֆիզիոլոգիական արտահայտությունը հանդիսանում է նրանց թեքումը առավել բարձր հաճախականության տատանումների կողմը:

Արգելակիչ ռեակցիաները արտացոլվում են էլեկտրոէնցեֆալոգրամայում առավել հազվադեպ ռիթմի գերակշռումով, ինչպես նաև կեղևի տեսողական զոնաներում պարանաձև ակտիվության բռնկման հանդես գալով: Ներքին արգելակման տարրեր տեսակների էլեկտրոֆիզիոլոգիական արտահայտությունների նմանությունը, ըստ մեզ, հաստատում է նրանց ծագման գենետիկ ընդհանրությունը:

Л И Т Е Р А Т У Р А — Գ Ր Ա Ն Ա Ն Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

<sup>1</sup> G. Moruzzi, a H. W. Magoun, EEG, clin. neurophysiol., 1, 4, 455, 1949. <sup>2</sup> H. Jasper, In: Brain mechanisms and consciousness, Oxford, Blackwell scientific publ. 374, 1954. <sup>3</sup> F. Morrell, R. Naquet a. H. Gastaut, -J. Neurophysiol., 2, 6, 574, 1964. <sup>4</sup> А. Б. Коган, В кн.: Электрофизиологическое исследование центральных механизмов некоторых сложных рефлексов. Изд. АМН СССР, М., 1949. <sup>5</sup> А. Б. Коган, В кн.: Гагрские беседы, 2, 377, Тбилиси, 1956. <sup>6</sup> В. С. Русинов, Журн. высш. нервн. деят., 5, 3, 305, 1955. <sup>7</sup> В. С. Русинов, Журн. высш. нервн. деят., 7, 6, 855, 1957. <sup>8</sup> H. Gastaut, A. Roger, et H. Regis, 20 congress International de physiologie, 327, Bruxelles, 1956. <sup>9</sup> Б. Г. Кратин, Физиол. журн. СССР, 43, 2, 134, 1957. <sup>10</sup> А. И. Ройтбак, Труды и-та физиологии АН ГрузССР, 11, 121, 1958. <sup>11</sup> А. Б. Коган, Физиол. журн. СССР, 44, 9, 810, 1958, <sup>12</sup> А. Б. Коган, В кн.: Электрофизиология центральной нервной системы, 154, Тбилиси, 1966. <sup>13</sup> H. Jasper, R. Naquet a. E. E. King, EEG a. clin. neurophysiol., 7, 1, 99, 1955. <sup>14</sup> А. Гасто, А. Роже. В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности, 18, изд. АН СССР, М., 1962.