

С. А. АРУТЮНЯН

ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ В ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЕ  
В ПРОЦЕССЕ ОБРАЗОВАНИЯ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ  
У КОШЕК

Наблюдения за вызванными потенциалами в процессе формирования различных форм условнорефлекторной деятельности привели к неодинаковым, порой противоречивым, результатам. Так, согласно одним исследователям [1, 16, 17, 19], процесс формирования временной связи приводит к возрастанию вызванных потенциалов, другими [3—9], наоборот, отмечено сокращение амплитуды биопотенциалов.

Более того, имеются данные, отрицающие возможность изменения вызванных потенциалов в тех или иных отделах центральной нервной системы при выработке условных рефлексов [13, 15].

Вышеотмеченная противоречивость экспериментальных данных побудила нас к проведению настоящего исследования, посвященного изучению динамики вызванных потенциалов у кошек при формировании положительных и тормозных условнорефлекторных реакций.

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. Кортиковые отведения осуществлялись с помощью серебряных шариковых электродов диаметром 2 мм.

Для подкорковых отведений применялись электроды из нержавеющей стали диаметром 0,3 мм, изолированные на всем протяжении, кроме кончика. Регистрация биопотенциалов на световую стимуляцию осуществлялась одновременно с помощью четырехканального электроэнцефалографа и с экрана двухлучевого осциллоскопа. В последнем случае фоторегистрация производилась методом суперпозиции. Усредненный подсчет ответов производился по видеоизмененному методу Даусона.

В первой серии экспериментов исследовалось изменение вызванных потенциалов при повторных применениях световых вспышек с частотой 1 и 2 имп/сек. После угашения ориентировочной реакции (приблизительно через 120—150 применений) производилась выработка двигательного-пищевого условного рефлекса на световые вспышки с частотой 1 имп/сек. После упрочения положительного условного рефлекса (200—250 сочетаний) предпринималась выработка дифференцировочного торможения на вспышки света 2 имп/сек. Эксперименты завершались исследованием вызванных потенциалов при угашении двигательного-пищевого условного рефлекса.

Анализ полученных результатов позволяет заключить, что изменение вызванных потенциалов в процессе формирования условнорефлекторной деятельности зависит от локализации отводящих электродов. Однако наиболее характерным изменениям при этом подвергаются биопотенциалы, регистрируемые из зрительных проекций коры.

**Задняя латеральная и задняя супрасильвиева извилины.** Первые применения вспышек света с частотой 1 имп/сек. сопровождалась регистрацией первичных потенциалов с латентным периодом 13—15 мсек. в виде начального положительного и следующего за ним отрицательного колебаний. Вызванный потенциал завершался поздней положительной волной. Необходимо отметить, что указанные биоэлектрические реакции характеризовались заметной вариабильностью (рис. 1).

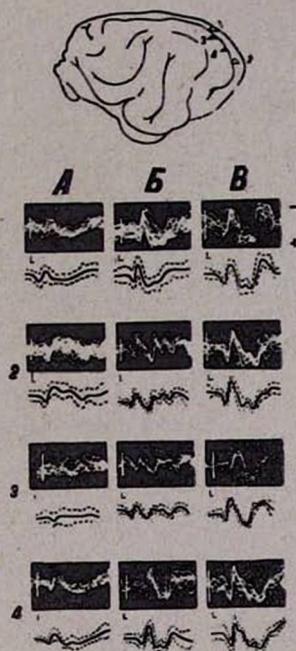


Рис. 1. Угашение ориентировочной реакции на световые вспышки 1 имп/сек. у кошки в хроническом эксперименте. А—начальный период угашения ориентировочной реакции на световые вспышки (первые 10—20 применений); Б—средняя фаза угашения ориентировочной реакции на световые вспышки (30—50 прим.); В—состояние полного угашения ориентировочной реакции на световые вспышки (120—150 прим.). Вызванные потенциалы регистрировались из латеральной извилины правого (1, 2—белые треугольники) и левого (3, 4—черные треугольники) полушарий головного мозга. На данном рисунке и на всех последующих верхние кривые—наложение 10 последовательных пробегов луча, нижние кривые—усреднение соответствующих вызванных потенциалов. Калибровка—50 мкв; отметка времени—5 мсек; отклонение вверх—отрицательность под активным электродом.

При дальнейшем угашении ориентировочной реакции отмечалось постепенное возрастание амплитуды всех фаз вызванного потенциала. Одновременно отмечалось развитие дополнительного (позитивно-негативного) комплекса, следующего за поздней положительной волной (рис. 1).

После полного угашения ориентировочной реакции животное переставало реагировать на «индифферентные» раздражители и часто впадало в дремотное состояние. При этом наблюдались определенные изменения в вызванной биоэлектрической активности зрительных областей коры больших полушарий. Так, в указанных корковых полях имело место дальнейшее возрастание амплитуды предварительной положительной и следующей за ней отрицательной волны вызванного потенциала. Дополнительное позитивно-негативное колебание значительно возрастало в амплитуде и регистрировалось регулярно на каждое последующее применение светового раздражителя (рис. 1). Описанная динамика изменений вызванных потенциалов наблюдалась также при угашении ориентировочной реакции на световые вспышки с частотой 2 имп/сек.

Полученные результаты позволяют сделать заключение, что угашение ориентировочной реакции на световые вспышки приводит к возрастанию всех фаз первичного ответа, отводимого из зрительных областей коры больших полушарий, а также, что этот процесс сопровождается выявлением четких дополнительных позитивно-негативных колебаний. После полного угашения ориентировочной реакции нами была предпринята выработка двигательного-пищевого условного рефлекса. Вначале вырабатывался совпадающий условный рефлекс, затем после 20—25 сочетаний безусловный раздражитель подавался на 10-й сек., и регистрация первичных потенциалов производилась в период изолированного действия условного стимула. Таким образом, в процессе формирования условнорефлекторной деятельности мы имели возможность следить за динамикой вызванных потенциалов как в период преобладания возбуждательных процессов (совпадающий двигательно-пищевой условный рефлекс), так и в недеятельной фазе (период запаздывания), связанной с торможением. Первые совпадающие сочетания раздражителей приводили к заметному сокращению амплитуд первичных потенциалов. Поздний положительный компонент также заметно уменьшался и, что особенно важно, на данном этапе исследования нами не было обнаружено вышеотмеченного дополнительного позитивно-негативного комплекса (рис. 2). С 40-го сочетания безусловное подкрепление подавалось только на 10-й сек. действия условного раздражителя. Дальнейшее возрастание числа сочетаний приводило к упрочению отставленного двигательного-пищевого рефлекса. При этом применение условного сигнала в первые секунды его действия не сопровождалось какими-либо внешними проявлениями. Однако на 10-й сек. изолированного действия условного раздражителя животное поворачивалось к кормушке и брало пищу. Первичные ответы при этом заметных изменений не претерпевали. Однако особенно чувствительными к отмеченной процедуре оказались поздние компоненты вызванного потенциала. Так, упрочение условного рефлекса сопровождалось возрастанием амплитуды поздней положительной волны. Помимо того,

начиная с 120—150 сочетаний раздражителей, выявлялось дополнительное позитивно-негативное колебание вызванного потенциала. Это колебание после упрочения отставленного двигательного-пищевого условного рефлекса стабилизировалось и регистрировалось регулярно на всем протяжении изолированного действия условного раздражителя.

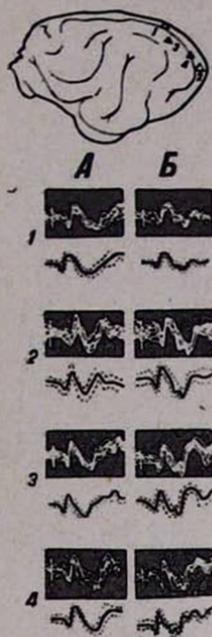


Рис. 2. Выработка отставленного двигательного-пищевого условного рефлекса на вспышки света 1 имп/сек. А—начальная стадия формирования двигательного-пищевого условного рефлекса (2—20 соч.); Б—состояние упроченного отставленного двигательного-пищевого условного рефлекса (100—300 соч.). Вызванные потенциалы регистрировались из задней латеральной извилины правого (1, 2—белые треугольники) и левого (3, 4—черные треугольники) полушарий головного мозга.

С целью дальнейшего изучения вопроса о поведении ранних и поздних компонентов вызванного потенциала нами были предприняты исследования по выяснению характера указанных биоэлектрических реакций во время формирования и упрочения дифференцировки. Это производилось после 250—300 сочетаний условного раздражителя с безусловным, т. е. после упрочения условного рефлекса. Было обнаружено, что на ранних этапах формирования дифференцировки первичные потенциалы на условный положительный сигнал в амплитуде значительно сокращались. Позднее положительное колебание также несколько уменьшалось. Необходимо отметить, что на данном этапе исследования наблюдалась полная редукция дополнительного позитивно-негативного колебания. По мере упрочения дифференцировки (150—250 применений) первичные потенциалы на положительный раздражитель не подвергались каким-либо изменениям, однако отмеченный процесс существенно сказывался на поздних волнах вызван-

ного ответа. На фоне развивающегося внутреннего торможения позднее положительное колебание значительно возросло, и вновь наблюдалось выявление четкого дополнительного позитивно-негативного комплекса. Отмеченная форма биоэлектрических колебаний стабильно регистрировалась на условный положительный сигнал до завершения настоящей серии исследований (рис. 3).

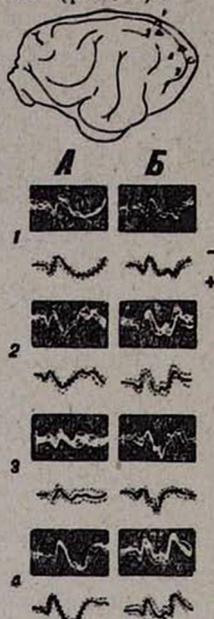


Рис. 3. Вызванные потенциалы на условный положительный сигнал при формировании дифференцировки; А—вызванные потенциалы на положительный раздражитель на ранней стадии формирования дифференцировки; Б—биопотенциалы на положительный раздражитель после упрочения дифференцировки (150—250 прим.). Вызванные потенциалы регистрировались из латеральной извилины правого (1, 2—белые треугольники) и левого (3, 4—черные треугольники) полушарий головного мозга.

Вызванные потенциалы, регистрируемые в ответ на дифференцировочный раздражитель, вначале не изменялись, они имели вид начального положительного и последующего отрицательного колебаний. Вызванный потенциал завершался поздней положительной волной и дополнительным позитивно-негативным колебанием. В дальнейшем, по мере упрочения дифференцировки, имело место заметное возрастание амплитуды как первоначального положительного, так и последующего отрицательного колебаний. Дополнительный позитивно-негативный комплекс вызванного ответа при этом не подвергался изменениям и стабильно выявлялся при каждом последующем применении раздражителя. Определенный интерес представляло исследование вызванных потенциалов при угасательном торможении. С этой целью нами была предпринята серия экспериментов с угашением отставленного двигательного-пищевого условного рефлекса. На ранних этапах формирования угасательного торможения (5—8 применений) изменений в форме и

амплитуде ранних компонентов вызванного потенциала не было обнаружено. Обращает на себя внимание факт преобразований поздних колебаний вызванного ответа. Так, первые неподкрепления условного сигнала приводили к сокращению амплитуды позднего положительного колебания и вновь к полной редукции позитивно-негативного дополнительного компонента. В процессе развития угасательного торможения (20—40 применений) наблюдалось постепенное возрастание амплитуды всех фаз вызванного потенциала. Снова имело место появление вышеотмеченного дополнительного комплекса, который окончательно устанавливался и стабилизировался после упрочения внутреннего торможения. Указанная форма биоэлектрического ответа регистрировалась на протяжении всего дальнейшего периода исследования.

**Наружное коленчатое тело.** При угашении ориентировочной реакции на световые вспышки наблюдалось значительное увеличение амплитуды всех компонентов вызванного потенциала. Выработка отставленного двигательного-пищевого условного рефлекса приводила к заметному возрастанию амплитуды биопотенциалов. При этом наблюдалась стабилизация ответов. Формирование и упрочение дифференцировочного торможения сопровождалось уменьшением амплитуды ответов наружного коленчатого тела. При угашении положительного условного рефлекса наблюдалось облегчение и стабилизация вызванных потенциалов.

Из представленных экспериментальных данных видно, что изменение вызванных потенциалов, регистрируемых в зрительных проекциях коры, зависит от степени формирования и упрочения данной условно-рефлекторной реакции. Итак, можно заключить, что процесс формирования различных видов внутреннего торможения сопровождается прогрессивным возрастанием биопотенциалов; помимо этого, указанные процедуры сопровождаются увеличением поздних колебаний вызванного потенциала, а также выявлением нового позитивно-негативного комплекса. Прежде чем приступить к обсуждению возможных причин указанного явления необходимо, на наш взгляд, выяснить природу поздних компонентов вызванного потенциала на световую вспышку. О поздней реакции на световую вспышку в литературе имеется весьма ограниченное количество данных. Вторичный разряд на одиночную световую вспышку был обнаружен в медиальной части латеральной извилины и было отмечено [2], что эта поздняя реакция сходна с феноменом Форбса и Мирисона [18]. Однако при световой стимуляции вторичный разряд отсутствовал в таламусе, субталамусе, а также в наружном коленчатом теле. Было установлено, что указанные ответы не регистрируются в верхних буграх четверохолмия, но проходят через зрительные радиации. Разрушение радиаций в области, откуда они выходят из коленчатого тела, снимали как ранние, так и поздние ответы на световую вспышку [2]. Феномен Форбса и Морисона носит диффузный характер и регистрируется по всей коре, в то время как поздняя реакция на световую вспышку обнаруживается только в определенных точках. Согласно предположению Брейзье [2], вторичный разряд имеет корковое про-

исхождение, а поздний ответ представляет собой первую волну медленного коркового послеразряда.

Поздний положительно-отрицательный потенциал, регистрируемый нами из латеральной извилины, очевидно, тождественен со вторичным разрядом Брейзье. Поздняя реакция на световую вспышку в наших экспериментах также носила локальный характер. Нам не удалось обнаружить ее при одновременной регистрации и других корковых и подкорковых структур, а также из наружного коленчатого тела. Поскольку биопотенциалы, отводимые из самой ретикулярной формации в процессе развития указанных видов условного торможения, подвергались заметной редукции, нельзя согласиться с предположением, что поздняя реакция на световую вспышку является результатом прибытия в кору импульсов, переключенных в сетевидном образовании. Помимо того, согласно литературным данным, поздняя реакция на световую вспышку усиливается барбитуратами, которые, как известно, оказывают блокирующее действие на ответы ретикулярной формации [14].

Необходимо отметить, что результаты немногочисленных исследований [6, 10, 11, 12, 20], посвященных изучению поздних компонентов вызванных потенциалов при формировании условнорефлекторной реакции, весьма неоднородны. Прогиворечивость данных относительно изменений поздних колебаний потенциалов, на наш взгляд, можно объяснить различной природой изучаемых феноменов. Таким образом, регистрация вызванных потенциалов из зрительной области коры больших полушарий в процессе выработки условного рефлекса показала, что формирование совпадающего двигательного-пищевого рефлекса приводит к уменьшению амплитуды ранних и поздних компонентов вызванного ответа. Выработка различных видов внутреннего торможения сопровождается значительным возрастанием амплитуды вызванных потенциалов, а также выявлением дополнительных позитивно-негативных колебаний.

Можно предположить, что возбуждение ретикулярной формации, обусловленное выраженной ориентировочной реакцией животного (при первых применениях световых импульсов, в начальной стадии формирования положительного условного рефлекса и дифференцировочного торможения, а также при угасании положительной условнорефлекторной реакции), распространяется по восходящим активирующим путям и вызывает десинхронизацию корковой ритмики и сокращение амплитуды первичных потенциалов. Многократное применение раздражителей приводит к ослаблению ориентировочной реакции и вызывает торможение ретикулярной формации, в результате чего возрастает амплитуда как ранних, так и поздних компонентов первичного потенциала на световую вспышку. Выявление дополнительного позитивно-негативного комплекса после упрочения исследованных видов внутреннего торможения, по-видимому, свидетельствует о вовлечении в деятельность новых структур.

## Ս. Ա. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ

ՀՐԱՀՐՎԱԾ ՊՈՏԵՆՑԻԱԼՆԵՐԸ ԿԱՏՎԻ ՏԵՍՈՂԱԿԱՆ ԿԵՂԵՎՈՒՄ՝  
ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵՔՍՆԵՐԻ ՄՇԱԿՄԱՆ ՊՐՈՑԵՍՍՈՒՄ

## Ա մ փ ո փ ո լ մ

Տեսողական պրոլեկցիաներից գրանցված հրահրված պոտենցիալների փոփոխությունները կախված են տվյալ պայմանական ռեֆլեկտոր ռեակցիայի ձևավորման և ամրապնդման աստիճանից: Մեր հետազոտությունների արդյունքները թույլ են տալիս եզրակացնելու, որ ներքին արգելակման տարրեր տեսականների (կողմնորոշման ռեակցիայի մարում՝ լույսի 1 և 2 վրկ հաճախականությամբ բռնկման հանդեպ, տարբերակման և ուղարկվող արգելակման մշակում, դրական պայմանական ռեֆլեքսի մարում) ձևավորման պրոցեսը ուղեկցվում է կենսահոսանքների բարձրության առաջընթաց աճումով:

Բացի այդ, նշված պրոցեսները ուղեկցվում են հրահրված պոտենցիալների ուշացած տատանումների մեծացմամբ, ինչպես նաև նոր դրական-բացասական կոմպլեքսի երևան գալով:

Համընկնող դրական պայմանական ռեֆլեքսի առաջացման առավել կայուն էլեկտրաֆիզիոլոգիական ցուցանիշը հանդիսանում է ազդանշանային լույսային վերլուծիչի կեղևային հատվածի հրահրված պոտենցիալների բոր բաղկացուցիչ մասերի փոքրացումը:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Артемьев В. В., Безладнова Н. И. Труды Института физиологии им. И. П. Павлова, 1. М., 1952, 228.
2. Брейзье М. А. В кн.: Ретикулярная формация мозга. М., 1962, 142.
3. Гасанов У. Г. ДАН СССР, 1956, 162, 3, 250.
4. Гасанов У. Г. В кн.: Нервные механизмы двигательной деятельности. М., 1966, 311.
5. Коган А. Б. В кн.: Гагрские беседы, III. Тбилиси, 1960, 191.
6. Коган А. Б. В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962, 42.
7. Ройтбак А. И. В кн.: Гагрские беседы, III. Тбилиси, 1960, 149.
8. Ройтбак А. И. Труды Института физиологии АН Груз. ССР, II. Тбилиси, 1958, 121.
9. Ройтбак А. И. Труды Института им. Бериташвили, 10. Тбилиси, 1956, 103.
10. Русинов В. С. Журнал высшей нервной деятельности, 1958, 8, 4, 473.
11. Русинов В. С. В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962, 228.
12. Эрнандес-Пеон Р. В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962, 96.
13. Beck E. C., Doty R. W., Kool K. A. EEG Clin. Neurophysiol., 1958, 10, 279.
14. Brazier M. Acta Physiol. Pharmacol., 1957, 6, 692.
15. Buser P., Roger A. 1st International Congress Neurological Sciences. Bruxelles, 1957, 417.
16. Freeman W. J. Exptl. Neurol., 1962, 5, 500.
17. Freeman W. J. Exptl. Neurol., 1962a, 6, 12.
18. Forbes A., Morison B. R. J. Neurophysiol., 1939, 2, 2, 112.
19. Galambos R. C., Sheatz C., Vernier V. Electrophysiological correlates of a conditioned response in cats. Science, 1956, 123, 376.
20. Gerken G. M., Neff W. D. EEG, Clin. Neurophysiol., 1963, 15, 947.