

нием инсулина
нервной системы

ях торможения цент-
фармакологически-
ворные средства по-
улина. Барбитураты
ют характера гипо-
анового сна инсули-
аметно ослабляется.
епенью торможения
атрий вызывают бо-
системы, чем уретан.
подкорковые центры
не осуществляются
рующие о понижени-
ви, почему на фоне
енсация организмом

ина в условиях воз-
или кофеином вы-
а изменением функ-
и.

the Influence
of the Central

effect of inhibition of
armacological means,
hypoglycemic action
not essentially change
der conditions of ure-
inhibited in regards to
th the varying profun-
system. Nembutal and
entral nervous system
lycemia and hypogly-
p. As a result, the in-
the blood sugar level
efore no partial com-
of the insulin injected
g of the hypoglycemic
entral nervous system
on of these substances,
nervous system.

До фізіології підкорково-кортикальних відношень

В. О. Черкес

Складні нервові утворення базальних гангліїв проміжного та середнього мозку, які часто об'єднують спільною назвою «підкорка», не тільки справляють певний періодичний вплив на кору великих півкуль, а й постійно підтримують її діяльний стан: підкорка надає корі енергії, необхідної для умовнорефлекторної діяльності тварин.

При експериментальному вивченні впливу підкоркових утворень на тимчасові зв'язки можна йти трьома шляхами:

1. Вивчення стану умовних рефлексів при дії безумовних подразників (Павлов, 1930; Анохін, 1928; Райт, 1928; Купалов, 1933; Склярів, 1936; Асратян, 1939).

2. Вивчення вищої нервової діяльності тварин після оперативного пошкодження підкоркових ядер (Дерябін, 1938, 1946; Лівшиць, 1947; Васильєв, 1943, 1953; Тишанькін, 1949; Колосовський і Волжина, 1955).

3. Вивчення умовних рефлексів при подразнюванні підкоркових утворень. Досліджень в цьому напрямі є дуже мало. Одна з перших експериментальних праць з подразнюванням таламічної і стріарної ділянок у кішок і мавп з виробленими умовними рефlekсами належить Лагутіній (1954). Лішшак (1955) описав зміни умовних рухових і харчових рефлексів у кішок при подразнюванні гіпоталамуса. В 1954 р. було опубліковане повідомлення автора цієї статті про зміну умовних рухово-захисних рефлексів у собак при подразнюванні стріарної ділянки. Останнім часом Олдс і Мільнер (1954) вивчали рухові «навички» у щурів при подразнюванні різних відділів головного мозку.

В усіх перелічених працях подразнення підкоркових утворень у тварин в умовах хронічного досліду здійснювалось за допомогою вживлених електродів.

Результати наших раніше проведених досліджень на собаках дали можливість встановити, що на фоні подразнювання хвостатого ядра (nuc. caudatus) або суміжних з ним ділянок позитивний умовний подразник лишається без відповіді, інакше кажучи, настає гальмування умовного рефлексу. Нема підстави вважати, що пряме електричне подразнення зазначеного підкоркового утворення викликає сильне нефізіологічне стрясіння нервової системи; навпаки, в момент подразнення тварина стоїть порівняно спокійно, крива дихання в деяких випадках навіть не зазнає змін, втім умовний рефлекс повністю загальмовується.

Найменшу силу подразнення глибоких відділів головного мозку, виражену в герцах і вольтах, при якій спостерігається повна затримка умовного рефлексу, ми назвали «порогом гальмівного подразнення підкорки». Виявилось, що існує поріг гальмівного подразнення кожного підкоркового утворення і що у кожної тварини він відносно сталий.

Головний мозок, як відомо, утворення парне; це стосується як великих півкуль, так і підкоркових утворень і відповідних провідних шляхів.

Це поставило перед нами питання, як змінюватиметься умовний рефлекс правої та лівої кінцівок собаки при подразнюванні однієї половини будь-якого підкоркового утворення.

Розв'язанню цього питання і присвячена дана стаття. Досліди були проведені на шести хронічно оперованих собаках. В цій статті наведені результати, одержані на двох собаках — Пушку і Ребусі.

Методика досліджень

Для здійснення електричного подразнювання глибоких відділів головного мозку собаки спочатку нами була застосована модифікація методу вгвинчування у черепну кістку електродів за принципом А. Б. Когана (1952). Пізніше ми застосували таку конструкцію електродів, яка дозволяє їх укріплювати без вгвинчування з зовнішньої і внутрішньої поверхні черепної кістки, що забезпечувало більш сталу і надійну фіксацію. Провідники електродів були платинові, двополюсні, діаметром 0,2 мм, ізольовані на всій довжині, крім кінчиків. Подразнення проводилось від електронного стимулятора. Детальний опис методики наведено в раніше опублікованих статтях (1954, 1955).

Умовний рухово-захисний рефлекс виробляли за методом Протопопова (1909), Асратяна (1927) у звукопроникній камері; там проводились і досліди.

Рефлекс згинання задньої кінцівки у собаки реєстрували за допомогою пневматичної установки на рухомому барабані кімографа, встановленого поза камерою.

1. Умовний рефлекс згинання лівої і правої кінцівок при подразнюванні лівого бугра чотиригорбикового тіла

У собаки Пушок умовний рухово-захисний рефлекс спочатку був вироблений на лівій задній латі шляхом сполучення метронома (М-160) з несильним електрошкірним подразненням. Умовний рефлекс був добре виражений, міцний, його можна було відтворити кілька разів підряд без підкріплення. Операція вживлення електродів була проведена 21.VI 1955 р. Неізольовані кінчики електродів, як показав згодом розтин, проникли в передній край лівого переднього бугра чотиригорбикового тіла (*corpus quadrigeminus*). Пушок був взятий у дослід через два дні після зняття швів.

На кімограмі (рис. 1) наведений один з типових дослідів.

Метроном (М-60) викликає багаторазове умовне скорочення лівої кінцівки (рис. 1, I). Через 7 хв. після запису умовного рухового рефлексу включають подразнення чотиригорбикового тіла імпульсним струмом при напруженні 4 в, 10 гц. На фоні триваючого підкоркового подразнення пускають метроном (М-160), який, як це видно на рис. 1, II, викликає дуже слабку умовну реакцію. Це проявляється не тільки в ледве помітному піднятті лапи, а й у дуже в'ялій і «байдужій» загальній реакції собаки на звук умовного подразнення. Через кілька хвилин після припинення подразнення чотиригорбикового тіла звук метронома (М-160) викликає повноцінну умовну реакцію (рис. 1, III).

Дальші досліди показали, що при напруженні імпульсного струму 5 і 5,5 в відбувається виразне, але не зовсім повне гальмування умовного рефлексу.

Через місяць у Пушка без особливих утруднень був вироблений умовний рефлекс на другій, тобто правій задній кінцівці. Як умовний подразник в даному випадку був застосований дзвінок середньої сили.

Дзвінок, як це видно з кімограми (рис. 1, IV), викликає чітко виражену умовну реакцію; на фоні подразнення чотиригорбикового тіла імпульсним струмом при напрузі від 4 до 5 в умовний подразник — дзвінок — залишається без відповіді, настає повна затримка умовного рефлексу (рис. 1, V).

Через 3
кає нормальн
Отже, од
переднього б
затримку рух
лівої кінцівок



Рис. 1. Дослід на зрізу головного м

I — умовний рефлекс при подразненні лівої кінцівки після припинення подразнення чотиригорбикового тіла

Числа в ду

2. Умовний рефлекс

У собаки дві пари двополюсних електродів проникли в таку частину кінчики другої кінцівки (рис. 1, tus).

Ефект подразнення чотиригорбикового тіла спричинялось в міру повторення цієї реакції від таламуса в ді дослідів доведене.

Відзначене при подразнюванні чотиригорбикового тіла умовного рефлексу був на кімограмі (рис. 2):

Через 3 хв. після припинення подразнення підкорки дзвінок викликає нормальний умовний рухово-захисний рефлекс (рис. 1, VI).

Отже, однобічне подразнення середнього мозку в ділянці лівого переднього бугра чотиригорбикового тіла викликає у собаки Пушок затримку рухового умовного рефлексу — згинання попеременно правої і лівої кінцівок.

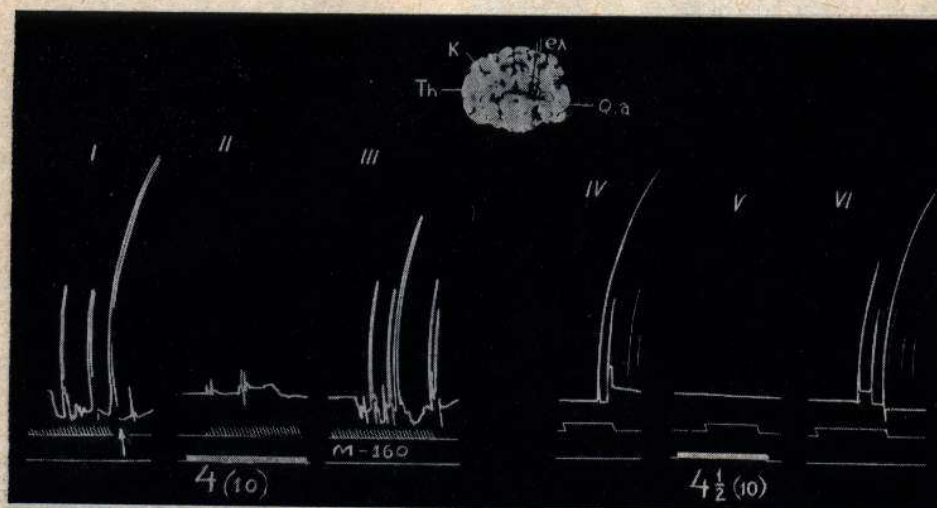


Рис. 1. Дослід на собаці Пушок від 7.VII і 29.VII 1955 р. Вгорі — фото фронтального зрізу головного мозку з електродами (el), вживленими в ділянку лівого переднього бугра чотиригорбикового тіла.

I — умовний рефлекс згинання лівої задньої кінцівки на метроном; II — гальмування умовного рефлексу при подразнюванні лівого чотиригорбикового тіла; III — умовний рефлекс через 5 хв. після припинення підкоркового подразнення; IV — умовний рефлекс згинання правої задньої кінцівки на дзвінок; V — гальмування правого умовного рефлексу при подразнюванні лівого чотиригорбикового тіла; VI — умовний рефлекс через 5 хв. після припинення підкоркового подразнення.

Числа в дужках — частота в герцах; числа перед дужками — напруга в вольтах.

2. Умовний рефлекс згинання лівої і правої кінцівок при подразнюванні правої половини таламуса

У собаки Ребус в глибокі відділи головного мозку були вживлені дві пари двополюсних електродів, неізолювані кінчики однієї з них проникли в таламус (задньо-медіальна частина *pulvinar*), неізолювані кінчики другої пари проникли в підкоркове хвостате ядро (*nucl. caudatus*).

Ефект подразнення зазначеного пункту таламуса відзначався рядом особливостей у порівнянні з ефектом подразнення хвостатого ядра і чотиригорбикового тіла. По-перше, саме по собі подразнення таламуса спричинялось до вираженого загального неспокою тварини, причому в міру повторення подразнень не було виявлено тенденції до загашення цієї реакції, яка нагадує різкий орієнтувальний рефлекс. По-друге, від таламуса важко було викликати затримку умовного рефлексу: в ряді дослідів довелося збільшити напругу імпульсного струму до 14—15 в.

Відзначене утруднення у викликанні гальмівного процесу в корі при подразнюванні правої половини таламуса проявляється при випробуванні умовного рефлексу як на правій, так і на лівій задній кінцівці. Однак поріг гальмівного подразнення таламуса для лівого умовного рефлексу був нижчий, ніж для правого. Це продемонстровано на кінограмі (рис. 2): на фоні подразнення таламуса імпульсним струмом в

13 в (10 коливань за 1 сек.) метроном залишається без відповіді, тобто спостерігається повна затримка умовного рухово-захисного рефлексу, виробленого на лівій задній лапі (рис. 2, III). Щоб викликати таку саму повну затримку умовного рухово-захисного рефлексу, виробленого на другій, тобто правій задній лапі, треба було застосувати до таламуса імпульсний струм напругою 15,5—16 в (рис. 2, VII).

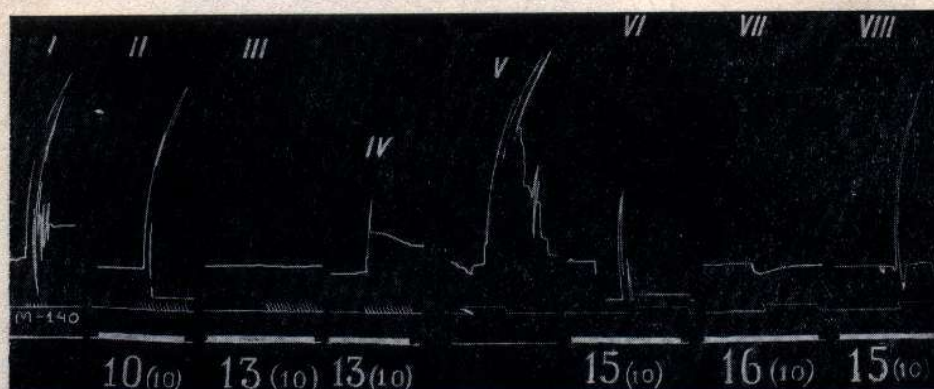


Рис. 2. Дослід на собаці Ребус від 13.XII і 22.XII 1954 р.

I — умовний рефлекс згинання лівої задньої кінцівки на метроном; II — умовний рефлекс на фоні подразнення правого таламуса імпульсним струмом при напрузі 10 в; III, IV — гальмування умовного рефлексу на фоні подразнення таламуса струмом при напрузі 13 в в різний час досліді; V — умовний рефлекс згинання правої задньої кінцівки на дзвінок; VI, VII — неповне гальмування умовного рефлексу на фоні подразнення таламуса; VIII — повне гальмування умовного рефлексу при подразнюванні правого таламуса імпульсним струмом напругою в 16 в.

Числа в дужках — частота в герцах; числа перед дужками — напруга в вольтах.

Слід сказати, що поріг гальмівного подразнення міг від досліді до досліді зазнавати невеликих коливань: в одному випадку струм напругою в 13 в викликав повну затримку умовної реакції, в інших випадках — неповну (див. рис. 2, III і IV).

Висновки

У собак були вироблені умовні рухово-захисні рефлекси: звук метронома викликав згинання лівої задньої кінцівки, дзвінок викликав згинання правої задньої кінцівки.

Подразненням однієї половини будь-якого підкоркового утворення, наприклад, правої, можна викликати гальмування умовного рефлексу поперемінно як на правій (іпселатеральні відношення), так і на лівій (контралатеральні відношення) кінцівках.

Поріг гальмівного подразнення підкорки при іпселатеральних і контралатеральних відношеннях може бути різний, але коливання його залишаються в межах величини, характерної для даного підкоркового утворення у даної тварини. Так, поріг гальмівного подразнення лівого бугра чотиригорбикового тіла у собаки Пушок дорівнював 4 в (10 гц) щодо умовного рефлексу згинання лівої задньої кінцівки і 4,5 в щодо умовного рефлексу згинання правої задньої кінцівки. У собаки Ребус поріг гальмівного подразнення правого таламуса становив 13 в (10 гц) щодо умовного рефлексу згинання лівої задньої кінцівки і 15—16 в (10 гц) щодо умовного рефлексу згинання правої кінцівки.

Причину відносної сталості порога гальмівного подразнення при іпсе- і контралатеральних відношеннях слід шукати в специфічній збудливості підкоркових ядер і в проекції висхідних нервових шляхів від глибоких відділів головного мозку до кори великих півкуль.

Анохін
1952 (1928), с.
Василь
1949, с. 268, 2
Дерябін
СССР, т. 32,
Купалов
Колосов
Биохимиков и
Лагутин
тельных и др
мозга, дисс., I
Павлов
ных, 1930.
Райт
1952 (1928), с.
Тишанин
Черкес
т. 5, в. 3, 1955
Lissak
Olds T.

К физ

Сведени
зований и ко

1. Изуче
ных раздраж
1933; Скляр
2. Изуче
гивного повр
1947; Василь
на, 1955).

3. Изуче
образований.

из первых э
стриарной об
рефлексами
изменения ус
раздражении
автора насто
нительных ре
последнее вр
ки» у крыс п

Во всех
ний у живот
средством вж

Головной
как к больш
ветствующим
нами вопрос
левой конечн
бо подкорков

Для осущ
головного мо

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К., Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, изд. II, т. 2, 1952 (1928), с. 125.
- Васильев М. Ф., Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. 16, 1949, с. 268, 286; Высш. нервн. деят. и подкорковые образования, дисс., Л., 1953.
- Дерябин В. С., III совещ. по физиол. проблемам, 1938, с. 47; Физиол. журн. СССР, т. 32, 1946.
- Купалов П. С., Труды физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, том. 5, с. 355.
- Колосовский Б. Н. и Волжина Н. С., VIII Всесоюзн. съезд физиологов, биохимиков и фармакологов, Тезисы докладов, 1955, с. 31.
- Лагутина Н. И., Исследования центрального механизма пищевых оборонительных и других рефлексов при прямом электрическом раздражении головного мозга, дисс., Ростов-на-Дону, 1954.
- Павлов И. П., 20-летний опыт объект. изучения высш. нервн. деят. животных, 1930.
- Райт Р. Я., Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, изд. II, т. 2, 1952 (1928), с. 212.
- Тишанькин В. Ф., в кн. «Проблемы высш. нервн. деят.», М., 1949, с. 281.
- Черкес В. А., Вопр. физиол., 1954, № 9, с. 68; Журн. высш. нервн. деят., т. 5, в. 3, 1955.
- Lissak K., Журн. высш. нервн. деят., т. 5, 1955.
- Olds T., Milner V., J. comparat. Physiol. a. Psychol., v. 47, 1954.

К физиологии подкорково-кортикальных отношений

В. А. Черкес

Резюме

Сведения о функциональном взаимоотношении подкорковых образований и коры больших полушарий черпаются из трех источников:

1. Изучение состояния условных рефлексов при действии безусловных раздражителей (Павлов, 1930; Анохин, 1928; Райт, 1928; Купалов, 1933; Скляр, 1936; Асратян, 1939).

2. Изучение высшей нервной деятельности животных после оперативного повреждения подкорковых ядер (Дерябин, 1938, 1946; Лившиц, 1947; Васильев, 1949, 1953; Тишанькин, 1949; Колосовский и Волжина, 1955).

3. Изучение условных рефлексов при раздражении подкорковых образований. Исследований в данном направлении очень мало. Одна из первых экспериментальных работ с раздражением таламической и стриарной областей у кошек и обезьян с выработанными условными рефлексами принадлежит Лагутиной (1954). В 1955 г. Лишшак описал изменения условных двигательных и пищевых рефлексов у кошек при раздражении гипоталамуса. В 1954 г. было опубликовано сообщение автора настоящей работы об изменении условных двигательных рефлексов у собак при раздражении стриарной области. В последнее время Олдс и Мильнер (1954) изучали двигательные «навыки» у крыс при раздражении разных отделов головного мозга.

Во всех упомянутых работах раздражение подкорковых образований у животных в условиях хронического опыта осуществлялось посредством вживленных электродов.

Головной мозг, как известно, образование парное; это относится как к большим полушариям, так и к подкорковым образованиям и соответствующим проводящим путям. Это обстоятельство поставило перед нами вопрос о том, как будет изменяться условный рефлекс правой и левой конечностей собаки при раздражении одной половины какого-либо подкоркового образования.

Для осуществления электрического раздражения глубоких отделов головного мозга собаки мы применили такую конструкцию электродов,

которая позволяет укреплять их, не прибегая к ввинчиванию, с наружной и внутренней поверхности черепной кости, что обеспечивает прочную и надежную фиксацию. Проводники электродов были платиновые, двуполусные, диаметром до 0,2 мм, изолированные по всей длине, кроме кончиков. Раздражение производилось от электронного стимулятора.

Условный двигательно-оборонительный рефлекс вырабатывался по методу Протопопова (1909), Асратяна (1927) в звуконепроницаемой камере; там же проводились опыты.

Рефлекс сгибания задней конечности у собаки регистрировался с помощью пневматической установки на движущемся барабане кимографа.

Наименьшую силу раздражения глубоких отделов головного мозга (выраженную в герцах и вольтах), при которой наступает полная задержка условного рефлекса, мы именовали «порогом тормозящего раздражения подкорки». Оказалось, что имеется свой порог тормозящего раздражения каждого подкоркового образования и что у каждого животного он относительно постоянен.

У собак были выработаны условные двигательно-оборонительные рефлексы: звук метронома вызывал сгибание левой задней конечности, звонок вызывал сгибание правой задней конечности.

Раздражением одной половины какого-либо подкоркового образования, например, правой, можно вызвать торможение условного рефлекса попеременно как на правой (ипсилатеральные отношения), так и на левой (контралатеральные отношения) конечности.

Порог тормозящего раздражения подкорки при ипсе- и контралатеральных отношениях может быть различным; но колебания его оставались в пределах той величины, которая была характерна для данного подкоркового образования у данного животного. Так, порог тормозящего раздражения левого бугра четверохолмия у собаки Пушок был равен 4 в (10 гц) по отношению к условному рефлексу сгибания левой задней конечности и 4,5 в (10 гц) по отношению к условному рефлексу сгибания правой задней конечности. У собаки Ребус порог тормозящего раздражения правого таламуса был равен 13 в (10 гц) по отношению к условному рефлексу сгибания левой задней конечности и 15—16 в (10 гц) по отношению к условному рефлексу сгибания правой задней конечности.

On the Physiology of the Subcortex—Cortex Relationships

V. A. Cherkas

Summary

A method combining the direct stimulation of the profound parts of the brain by inserting electrodes with a developed conditioned reflex yield additional opportunities for studying subcortex — cortex relationships.

The results of the author's experiments on dogs showed that a slight stimulation of the left subcortical formation (thalamus or nucl. caudatus) leads to a retardation of the conditioned flexion reflex both of the left (ipsilateral relationship) and of the right (contralateral relationship) limb. The intensity of the stimulation of the profound brain regions, required for the complete inhibition of the conditioned reflex for the ipsi- and contralateral relationships, may vary, although it remains within the limits of the threshold typical for the given subcortical formation.

Про с

При вивче
видужання ув
що дістали ши
мідон і його по
знижуючих і
вказівки на де

Пірамідон
Лікар, призна
тавшись в кро
вової системи.
безпосередньо
стерни, досі ек

Досліджук
видужання, слі

В спеціаль
е численні дан
приступи тоніч
вання кори м
(О. Д. Сперан
жовчі, опію, ко
ліну й інших р
Е. А. Жербін і
дуже тяжкої, ч
Далі, інтра
підшкірне введ
викликає експер
дорожні присту
через головний
доров і ін.).

Нарешті, в
дить до розвитку
тальної епілепс
настойка), кока
Л. А. Орбелі, Д

Наші дослідн
методика дуже пр
в одну з вен (час
розчин пірамідону.
мідону вводили та

Епілептоген
нок 1,6—2,0 мл
ків і кішок — 1,