

Про електрофізіологічну характеристику собак з різними типологічними особливостями

(попереднє повідомлення)

В. М. Думенко

Як відомо, електроенцефалограма (ЕЕГ) являє собою сумарний електрографічний вираз біопотенціалів головного мозку і відображує діяльність величезної кількості нервових клітин, розміщених поблизу відповідних електродів. Цією обставиною і зумовлюється надзвичайна трудність фізіологічного аналізу ЕЕГ, бо й досі природу фіксованих в ЕЕГ коливань різниці потенціалів не можна вважати з'ясованою. Проте поєднання електрофізіологічної методики з методом умовних рефлексів являє значний інтерес, оскільки зіставлення електрографічних даних з основними процесами вищої нервової діяльності може сприяти як більш глибокому аналізу процесів, що відбуваються в головному мозку при утворенні тимчасових зв'язків, так і дальшому вивченню природи біоелектричних явищ мозку. Зокрема, дослідження біопотенціалів кори головного мозку собак з різними типологічними особливостями (що є предметом даної роботи) може мати також і діагностичне значення.

Методика досліджень

Досліди провадилися в звукоізолюваній камері на трьох собаках з вживленими електродами. Кожній тварині було вживлено в різні ділянки мозкової кори від 7 до 11 електродів. Вживлення електродів провадилося за методикою, описаною Трофімовим і Лур'є (1956). Реєструвальним приладом був двоканалний, трикаскадний підсилювач, зібраний за реостатно-емкісною схемою, з шлейфом на виході. Діапазон пропускання частот підсилювача — від 2 до 1000 коливань в секунду. Власна частота коливань реєструвального шлейфа — до 2000 коливань в 1 сек. при чутливості 4 мВ/мА (довжина променя 250 мм). Чутливість усієї системи відповідала відхиленню променя на 6 мм при входному напруженні в 50 мВ. Були використані як монополярне, так і біполярне відведення; в останньому випадку відстань між електродами не перевищувала 3 мм.

При утворенні умовних рефлексів використовували електрозахисну методику, при цьому підбирали індукційний струм такої сили (на 1—2 см вище за порогову), який спричиняв чітке згинання кінцівки, без прояву загальної захисної реакції тварини. При наявності виробленого умовного рефлексу кількість безумовних підкріплень зводилася до мінімуму.

Результати досліджень

В даній роботі викладені результати електрофізіологічного обстеження кори головного мозку трьох собак з різко відмінними типологічними особливостями.

Собака Уран, самець, вагою близько 20 кг, помісь дворняги з вівчаркою. Різко виражений пасивнозахисний рефлекс. Тварина нерідко впадає у стан короткочасного (до кількох секунд) заціпеніння, що є характерним

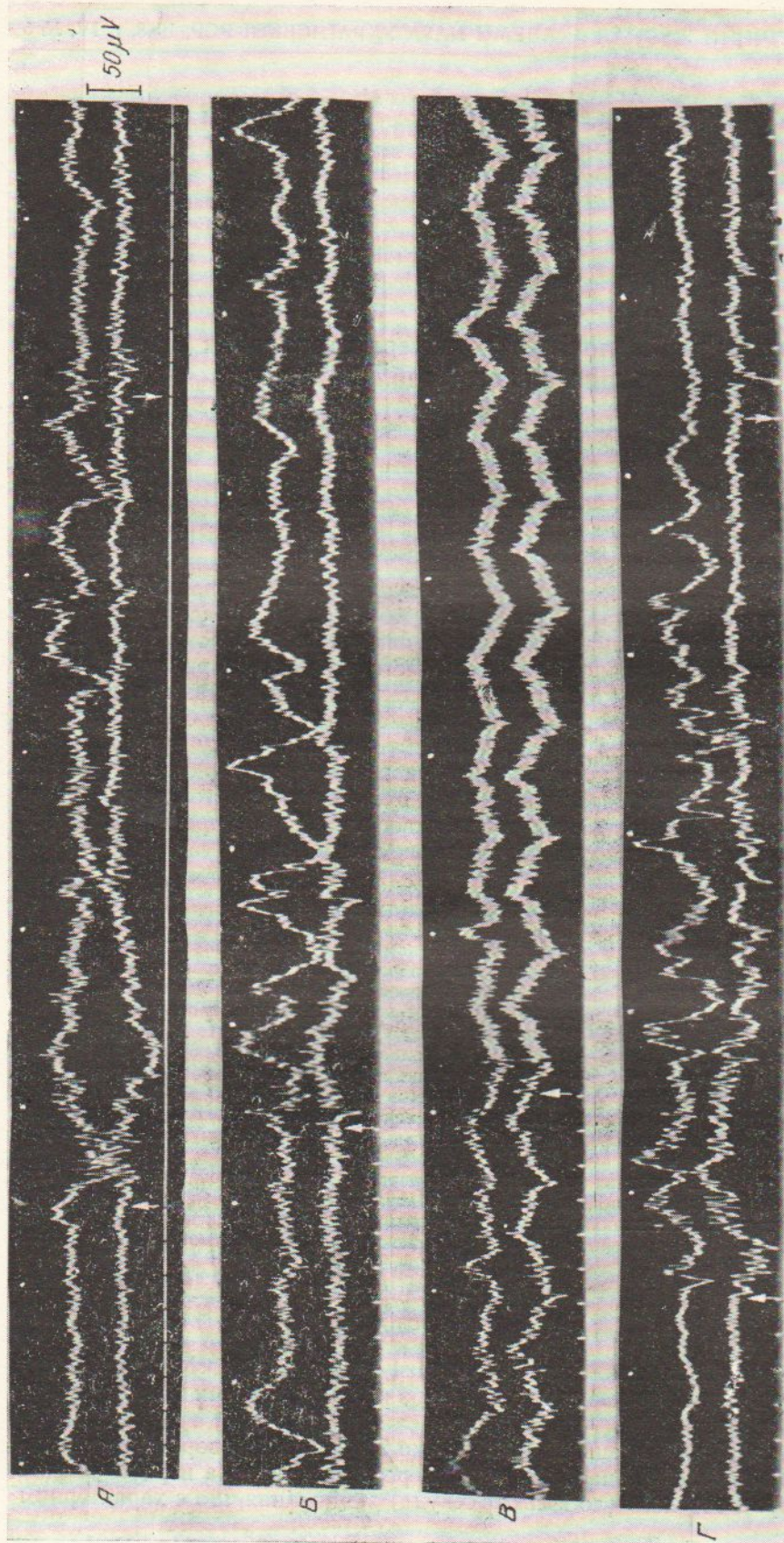


Рис. 1. Собака Уран. EEG ядер слухового і рухового анализаторів.
 А — реакція на звук 400 коливань в 1 сек.; Б — реакція на звук дзвінка; В — відсутність реакції на звук 400 коливань в 1 сек. під час сну; Г — реакція на звук після п'яти електричних подразнень.
 Позначення на кожному знімку зверху вниз: відмітка часу (1 сек.), EEG ядра слухового анализатора, EEG ядра рухового анализатора, відмітка подразнення.

Позначення на кожному знімку зверху вниз: відмітка часу (1 сек.), EEG ядра рухового аналізатора, відмітка подразнення.

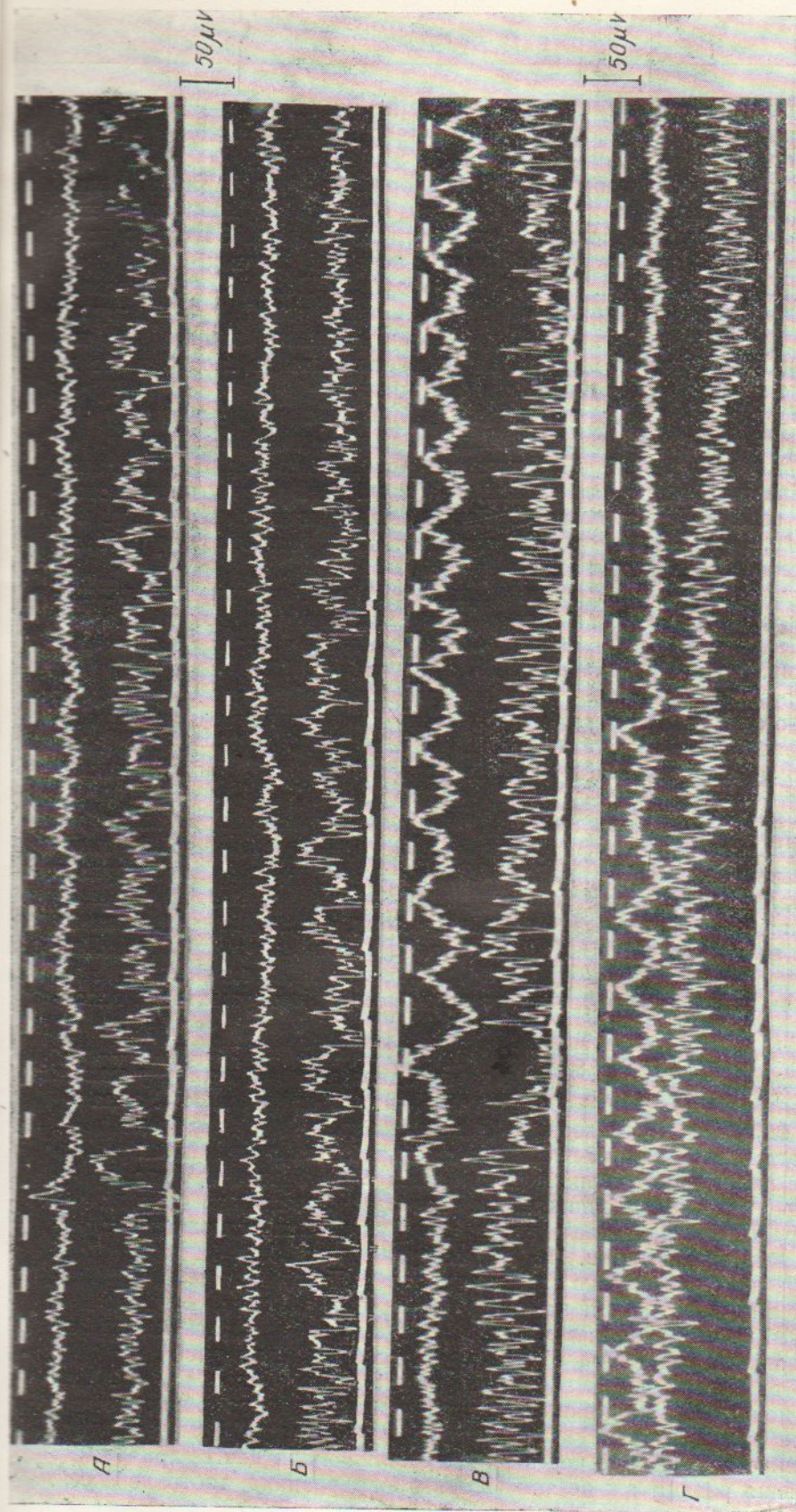


Рис. 2. Реакція ядер рухового і слухового аналізаторів на ритмічні звукові подразнення.

Позначення зверху вниз: відмітка часу (1/6 сек.), EEG ядра рухового аналізатора, EEG ядра слухового аналізатора, відмітка подразнення.
Позначення зверху вниз: відмітка часу (1/6 сек.), EEG ядра рухового аналізатора, EEG ядра слухового аналізатора, відмітка подразнення.

для тварин слабого типу нервової системи (Колесников, 1953). Як позитивні, так і негативні умовні рефлекси утворювалися важко і були дуже нестійкими.

Собака Мишка, самець, вага 16 кг, дворняга. Дуже незрівноважений, часто виявляє надзвичайну агресивність. Позитивні умовні рефлекси утворювалися швидко. Негативні виробити не вдалося. За своєю поведінкою підходить до «нестримного» типу нервової системи.

Собака Зонтик, самець, вага 16 кг, дворняга. Поза камерою веселий та довірливий, з добре вираженою дослідницькою реакцією, в станку поводить себе дуже добре. Зрівноважений. Умовні рефлекси як позитивні, так і негативні, утворюються швидко. Тварина належить до сильного або до середнього за силою типу вищої нервової діяльності.

Більш детального визначення типу вищої нервової діяльності у цих тварин не проводилося в зв'язку з іншими завданнями дослідження.

При порівнянні вихідної біоелектричної активності мозку згаданих вище собак відзначено чітку різницю в амплітуді реєстрованих потенціалів. У собаки Урана величина біопотенціалів кори не перевищує 8—10 μV (рис. 1, А). Амплітуда коливань різниці потенціалів у собаки Мишки перебуває в межах 30 μV (рис. 2, В).

Слід відзначити, що в цього собаки нерідко реєструється «переміжна» активність, яка характеризується виникненням короточасних (0,5—1,2 сек.) спалахів коливань потенціалу, що в кілька разів перевищують амплітуду фону (понад 100 μV). У собаки Зонтика (рис. 2, А) амплітуда реєстрованих потенціалів коливається від 40 до 60 μV . Щодо частотного складу кривих, то в усіх собак він змінювався (при візуальному підрахуванні) в основному в межах від 16—20 до 30—35 коливань в 1 сек. Будь-яких специфічних особливостей у тварин з різними типологічними рисами виявлено не було.

Для оцінки функціонального стану окремих ділянок кори головного мозку в електроенцефалографії, як відомо, застосовують різні функціональні навантаження. В даній роботі як показник, що характеризує функціональні можливості досліджуваного субстрату, було взято електрофізіологічну реактивність головного мозку, визначувану так, як це прийнято в лабораторії М. Н. Ліванова (Ліванов, 1944; Ліванов і Преображенська, 1947; Думенко, 1955); під реактивністю ми розуміємо інтенсивність змін, спричинюваних подразником в біострумах кори головного мозку.

Аналіз експериментального матеріалу показав, що реактивність одноїменних ділянок кори у відповідь на однорідні подразники у наших піддослідних собак неоднакова. На рис. 1 видно, що у собаки Урана реакція на звук в ядрі слухового аналізатора виражена слабо (рис. 1, А), тобто реактивність цих ділянок кори низька. В тих нечисленних випадках, коли реактивність є значною і реакція чітко виражена (рис. 1, Б), вона через 2,5 сек. припиняється, хоч дія подразника триває. Ці електрографічні дані свідчать про низькі функціональні можливості досліджуваних ділянок кори. На це вказує також (хоч і побічно) та обставина, що собака легко засинав у станку. При цьому не спостерігалось ні зовнішньої реакції на подразники (собака спав, повисаючи в лямках), ні реакції в ЕЕГ; в останньому випадку зберігалися специфічні для сну повільні коливання—1,5 коливання в 1 сек. (див. рис. 1, В)

Щоб вивести собаку з цього стану, було застосовано п'ять електрошкірних подразнень кінцівки, які не викликали загальної оборонної реакції, але супроводилися чітким згинанням кінцівки. Тестове звукове подразнення, застосоване через кілька хвилин після цього, привело до продовження реакції аж до закінчення дії подразника, тобто до 5 сек.

(рис. 1, Г) при звичайній тривалості у 2,5 сек. Отже, для підвищення тону кори великих півкуль до нормального середнього рівня (коли коркові реакції зберігаються до моменту припинення подразнення, що триває 5—10 сек.) потрібні кілька електрошкірних подразнень.

У собаки Зонтика реакції кори головного мозку на різні подразники зникали тільки після припинення подразнень. На рис. 2, А і Б видно, що відповідні коливання різниці потенціалів в ядрі слухового аналізатора змінюються в ритмі, який точно відповідає частоті тестових звукових подразнень. Реактивність цієї ділянки висока, бо амплітуда коливань ЕЕГ при подразненні збільшується, перевищуючи вихідний рівень більш ніж у 2—3 фази.

У собаки Мишки реактивність кори досить висока (рис. 2, В); реакції кори зберігалися також до моменту закінчення подразнення, причому нерідко вони тривали і в післядії протягом 1—2 сек.

Отже, у собак Зонтика і Мишки, на відміну від Урана, спостерігалися схожі зміни, які свідчать про вищу реактивність і більші функціональні можливості, що проявляються в триваліших реакціях. Слід, проте, відзначити, що ми не визначали меж реакцій, оскільки тривалість дії тестових подразнень не перевищувала 5—10 сек. Інакше кажучи, діапазон працездатності коркових клітин (Ліванов, 1944; Лев, 1952) у собак Зонтика і Мишки вищий від цього рівня, у Урана — значно нижчий.

Особливо різка різниця у трьох згаданих собак спостерігається під час розвитку слідових реакцій. На рис. 3, А наведені вихідні ЕЕГ собаки Урана, реакція на звук (із слабким електрошкірним підкріпленням) і післядії. Чітко видно зниження амплітуди біоелектричної активності через 2 сек. після припинення подразнення (рис. 3, Б₁). Через 2 сек. амплітуда коливань різниці потенціалів цих ділянок, особливо ядра слухового аналізатора (верхня ЕЕГ), все ще нижча (рис. 3, Б₂) від вихідного рівня. Через 3 хв. (рис. 3, Б₃) спостерігається значне підвищення активності, яка в 2—3 рази перевершує вихідний рівень. Можна, очевидно, провести аналогію між цим явищем і реакцією віддачі (позитивною індукцією). Тільки через 5 хв. біоелектрична активність повернулася до вихідного рівня.

Такий розвиток слідових процесів спостерігається найчастіше. Проте в ряді випадків у цього ж собаки слідові явища можуть набувати дещо іншого електрографічного виразу. Депресія біоелектричної активності може відбуватися протягом менш тривалого часу (до 30 сек. — рис. 3, В і Г). Слід підкреслити, що тривалість періоду депресії не зумовлюється наявністю електрошкірного підкріплення, бо нерідко спостерігається тривала депресія після непідкріплених звукових або світлових умовних подразнень, а екзальтація іноді може виникнути зразу ж після електрошкірного підкріплення. Детальне вивчення цього питання потребує дальших досліджень. Проте цілком безперечно, що в ЕЕГ собаки Урана слідові процеси мають чітке електрографічне відображення, причому тривалі слідові явища депресивного характеру виразно переважають.

У собаки Зонтика реакція біопотенціалів кори на той чи інший подразник в усіх випадках закінчувалася зразу ж після припинення подразнення і не замінювалась післядією, відмінною від вихідної біоелектричної активності (див. рис. 2, А і Б). Те саме спостерігається і при застосуванні умовного подразника як без підкріплення (рис. 4, А і Б), так і з безумовним електрошкірним підкріпленням (рис. 4, В і Г). В останньому випадку зразу ж після припинення електрошкірного подразнення (рис. 4, Г) відновлюється біоелектрична активність, аналогічна вихідній. Всі ці дані свідчать про те, що у собаки Зонтика слідові процеси електро-

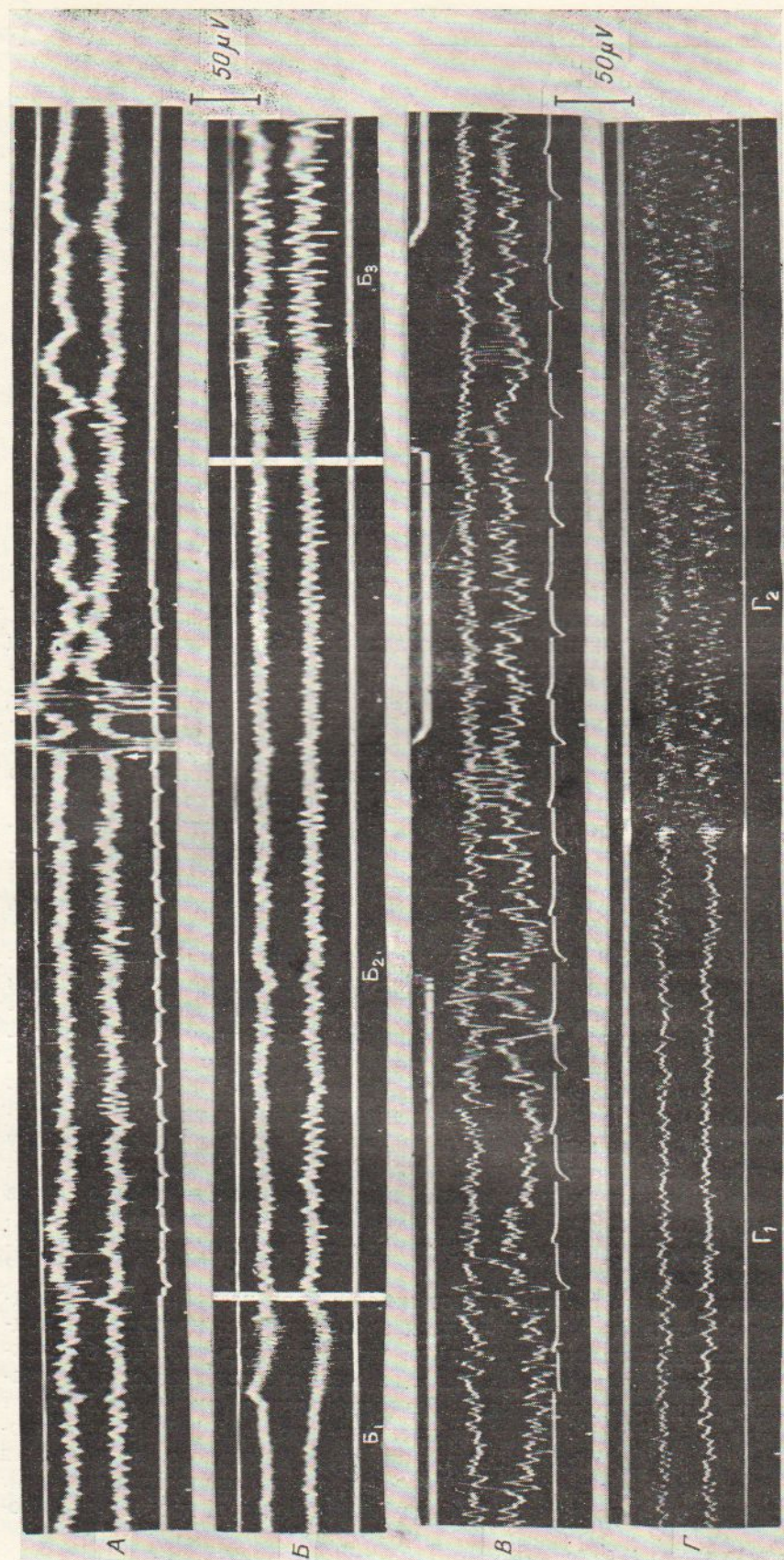


Рис. 3. Собака Уран.
 А — вихідні ЕЕГ ядер слухового і шкірного аналізаторів, реакція на звук (стрілкою відмічене безумовне електрошкірне підкріплення) та післядія. Б₁ є продовженням А; Б₂ — через 2 хв.; Б₃ — через 3 хв. В — ф — те саме при добре вираженому умовному рефлексі (без підкріплення), Г₁ є продовженням В; Г₂ — через 30 сек. Позначення зверху вниз: відмітка руху кінцівки, ЕЕГ ядра слухового аналізатора, ЕЕГ ядра шкірного аналізатора, відмітка подразнення, відмітка часу (1 сек.).

Рис. 3. Собака Уран.
 А — вихідні ЕЕГ ядер слухового і шкірного аналізаторів, реакція на звук (стрілкою відмічене безумовне електрошкірне підкріплення) та післядія. В, є продовженням А; В₂ — через 2 хв.; В₃ — через 3 хв. В-Г — те саме при добре вираженому умовному рефлексі (без підкріплення). Г₁ є продовженням В; Г₂ — через 30 сек. Позначення зверху вниз: відмітка руху кінцівки, ЕЕГ ядра слухового аналізатора, ЕЕГ ядра шкірного аналізатора, відмітка подразнення, відмітка часу (1 сек.).

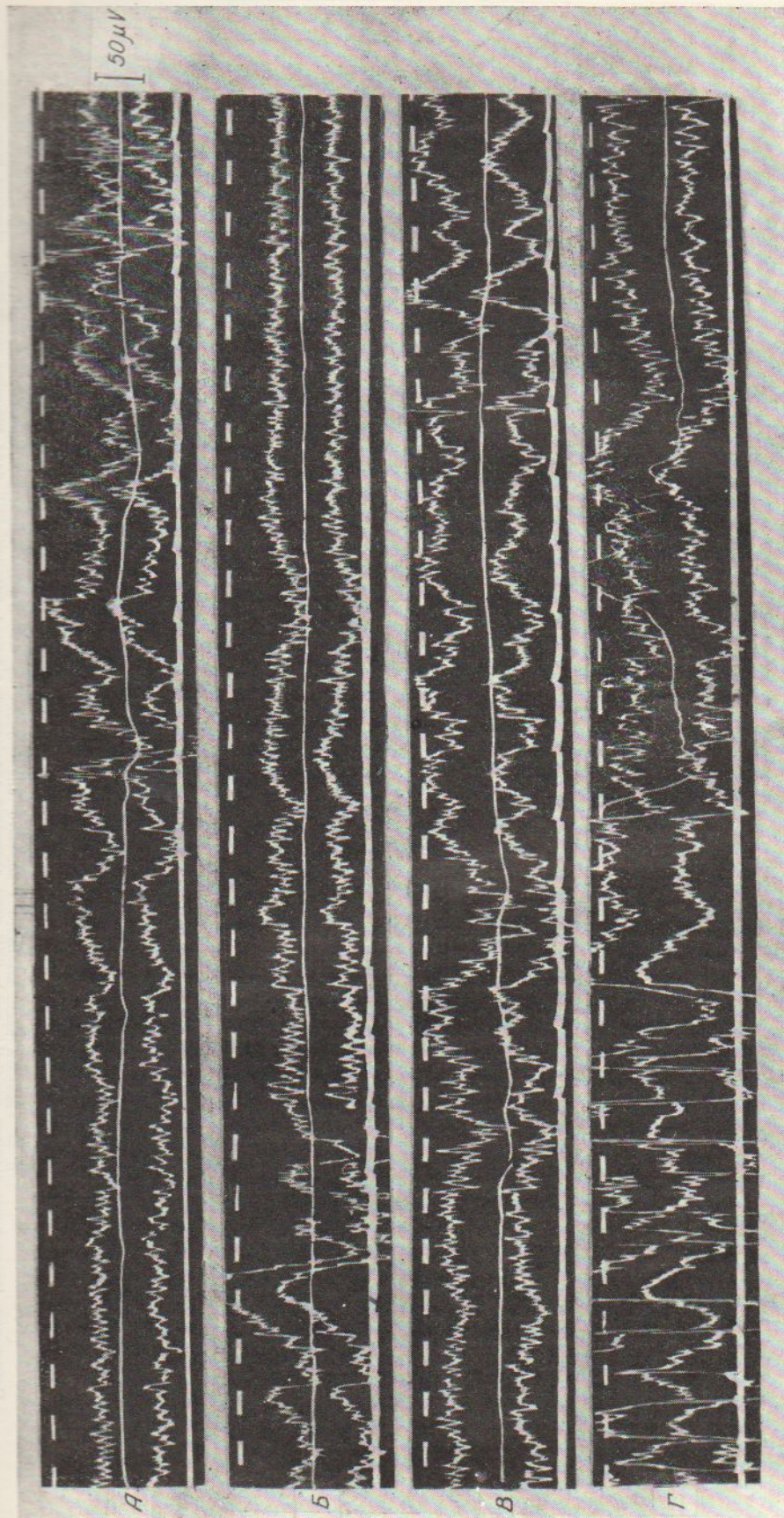


Рис. 4. Собака Зонтик. ЕЕГ ядер слухового і рухового аналізаторів у відповідь на дію умовного подразника (ритмічний звук). А-В без електрошкірного підкріплення (В є продовженням А); В-Г з електрошкірним підкріпленням (Г є продовженням В). Позначення зверху вниз: відмітка часу (1/6 сек.), ЕЕГ ядра рухового аналізатора, відмітка руху кінцівки, ЕЕГ ядра слухового аналізатора, відмітка подразнення.

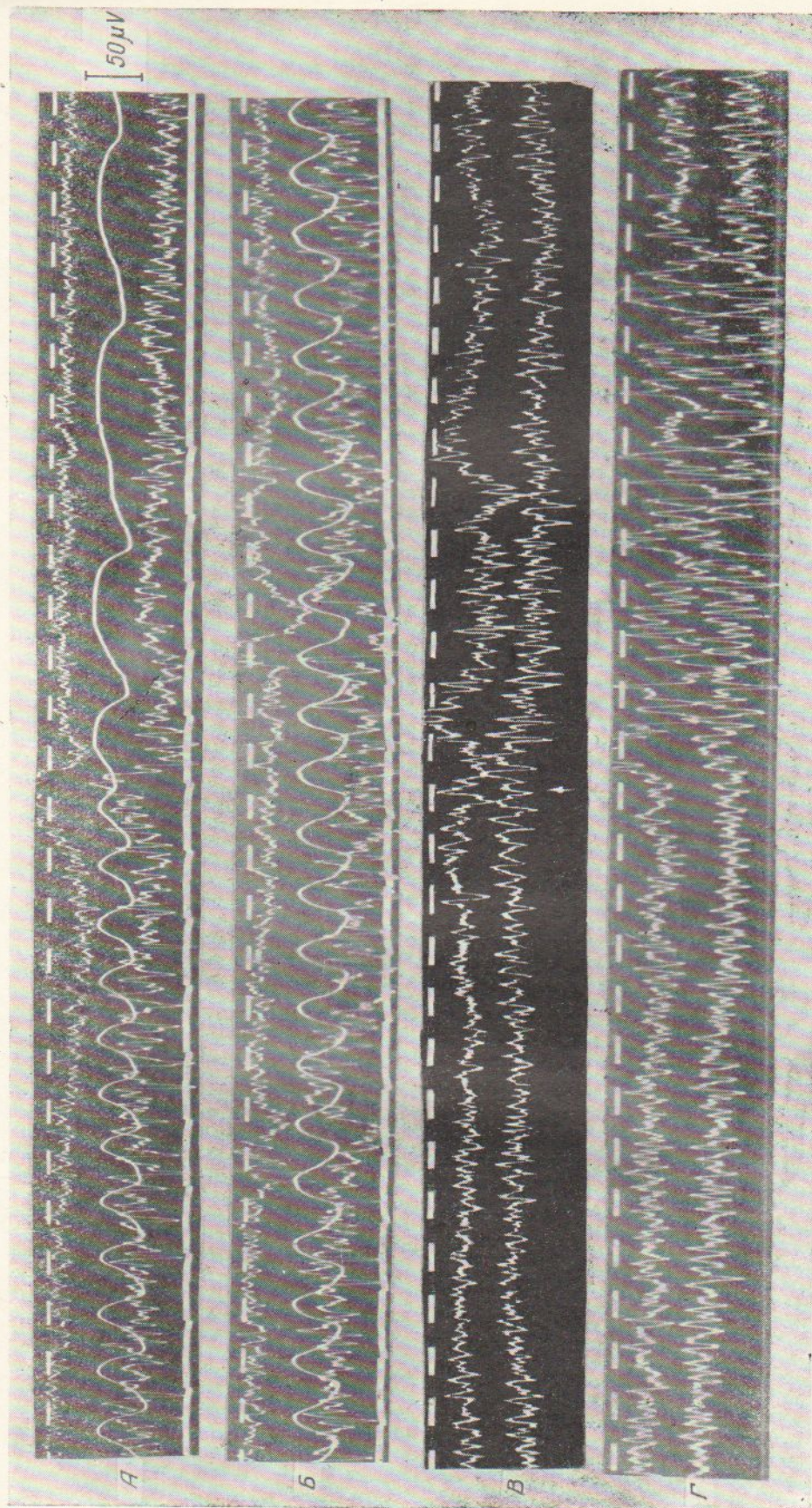


Рис. 5. Собака Мишка.

А—Б — реакція ядер слухового і зорового подразників на новий подразник (1500 коливань в 1 сек.).
Позначення зверху вниз: відмітка часу ($1/f$ сек.), ЕЕГ ядра слухового анализатора, відмітка дихання, ЕЕГ ядра зорового анализатора, відмітка подразнення.
В — реакція ядер рухового (верхня ЕЕГ) і зорового (нижня ЕЕГ) анализаторів на світло. Г — після реакції через 4 сек. після подразнення ядра слухового анализатора.

Рис. 5. Собака Мишка.

А—Б — реакція ядер слухового і зорового аналізаторів на новий подразник (1500 коливаль в 1 сек.).
 Позначення зверху вниз: відмітка часу (1/4 сек.), ЕЕГ ядра слухового аналізатора, відмітка дихання, ЕЕГ ядра зорового (нижня ЕЕГ) аналізаторів на світло, Г — після припинення подразнення, Б — реакція ядер рухового (верхня ЕЕГ) аналізаторів на світло.

графічно відображені слабо, і це, можливо, є проявом високої рухомості нервової системи цієї тварини. Останнє припущення тим більше імовірне що, на думку І. П. Павлова, вивчення слідових реакцій може служити тестом рухомості нервової системи.

Найхарактернішим для собаки Мишки є надзвичайно нестійкий характер післядії. В ряді випадків період післядії виявився дуже коротким (рис. 2, В і Г). Але коли застосовували новий подразник, який викликав чітку орієнтувальну реакцію, період післядії тривав дещо довше. На рис. 5 А (див. справа наліво) видна чітка реакція ядер слухового (верхня ЕЕГ) і зорового (нижня ЕЕГ) аналізаторів на новий подразник; характерною при цьому є реакція дихання, яка різко змінюється, а цей факт є відображенням орієнтувальної реакції. Після припинення подразнення ці реакції не зникають (рис. 5, Б), а зберігаються в післядії більш ніж протягом 10 сек. Проте найчастіше електрографічна картина післядії у собаки Мишки характеризується появою на фоні біоелектричної активності, аналогічної вихідній, специфічних короточасних спалахів потенціалів, величина яких перевищує вихідний рівень у 5—6 разів. На рис. 5, В показано фонову активність і реакцію на світло ядер зорового (нижня ЕЕГ) і рухового (верхня ЕЕГ) аналізаторів. Через 4 сек. після припинення подразнення виникає спалах коливань потенціалу понад 100 мВ; цей спалах триває 1—1,5 сек., знову змінюючись вихідною активністю (див. рис. 5, Г). Через 40—60 сек. можна знову зареєструвати слідові реакції, надзвичайно схожі з тими, що спостерігалися зразу ж після припинення подразнення. Такий характер післядії не зумовлюється ні видом подразнення, ні його інтенсивністю. Відзначаємо, що наведені нами дані про переміжний характер фонові біоелектричної активності у собак незрівноваженого типу нервової системи збігаються з даними, одержаними Глезер, Гуревич і Леушиною (1954).

Наша робота є спробою дальшого вивчення електрофізіологічної характеристики собак з різними типологічними особливостями. Але відносно невелика кількість тварин (3 собаки), а також відсутність дублювання тварин схожих типів нервової системи не дають достатніх підстав для того, щоб зробити остаточні висновки, тому слід обмежитися такими попередніми висновками:

1. Типологічні особливості собак мають чітке відображення в їх електроенцефалограмах.

2. Можна припустити, що використання такого функціонального тесту, як електрофізіологічна реактивність клітин кори головного мозку, в дальшому сприятиме електрографічному виявленню типологічних особливостей тварин.

3. Електрографічне виявлення слідових процесів, можливо, є найбільш тонким показником, який свідчить про різні типологічні особливості тварин.

ЛІТЕРАТУРА

- Глезер В. Д., Гуревич Б. Х. и Леушина Л. И., ДАН СССР, т. 69, № 3, 1954, с. 485.
 Думенко В. Н., Труды Института высшей нервной деят. АН СССР, т. I, 1955, с. 321.
 Колесников М. С., Труды Института физиологии им. И. П. Павлова, т. 2, 1953, с. 120.
 Лев А. А., Метод электроэнцефалографических кривых реактивности в оценке функционального состояния коры головного мозга животных и человека, дисс., 1952.
 Ливанов М. Н., Известия АН СССР, т. 6, 1944, с. 331.
 Ливанов М. Н. и Преображенская Н. С., Проблемы физиол. оптики, т. 4, 1947, с. 96.

Павлов И. П., Двадцатилетний опыт, Изд-во АН СССР, 1951.
Трофимов Л. Г. и Лурье Р. Н., Физиол. журн. СССР, т. 42, 1956, с. 348.

Институт фізіології ім. О. О. Богомольця
Академії наук УРСР, лабораторія вищої
нервової діяльності і трофічних функцій.

Надійшла до редакції
15. III 1958 р.

Об электрофизиологической характеристике собак с различными типологическими особенностями

В. Н. Думенко

Резюме

В настоящей работе представлены результаты электрофизиологического обследования коры головного мозга трех собак с резко отличными типологическими особенностями нервной системы. Собака Уран принадлежит к слабому типу нервной системы, собака Мишка — к сильному неуравновешенному и собака Зонтик — к сильному уравновешенному.

Полученные данные свидетельствуют о том, что различия в ЭЭГ обнаруженные у собак с различными типологическими особенностями, можно разделить на четыре группы.

1. *Различия в амплитуде исходной биоэлектрической активности.* У собаки со слабой нервной системой (Уран) амплитуда колебаний разности потенциалов в ЭЭГ в 3—5 раз меньше (рис. 1), чем у собак с более сильной нервной системой (Зонтик и Мишка — рис. 2). В то же время последние две собаки также существенно различаются: ЭЭГ уравновешенного животного (Зонтик) отличаются чрезвычайно высокой стабильностью, тогда как в ЭЭГ холерика (Мишка) на фоне исходной активности в 30—40 μV очень часты вспышки колебаний потенциала выше 100 μV , продолжавшиеся 0,5—1,5 сек.

2. *Различия в реактивности.* Электрофизиологическая реактивность головного мозга (Ливанов, 1944, 1947; Лев, 1952; Думенко, 1955) использовалась в качестве показателя, характеризующего функциональные возможности исследуемого субстрата (под реактивностью понимается интенсивность изменений, вызываемых раздражителем в биопотенциалах коры головного мозга). Анализ экспериментального материала показал, что реактивность одноименных участков коры в ответ на однородные раздражители у этих собак различна. Реактивность коры головного мозга животного со слабой нервной системой (Уран — рис. 1, А и Б) ниже, чем реактивность коры собак с более сильной нервной системой (Зонтик и Мишка — рис. 2).

3. *Различия в продолжительности реакции* свидетельствуют о том, что диапазон работоспособности корковых клеток (Ливанов, 1947; Лев, 1952) у собак Зонтика и Мишки (рис. 2) значительно выше, чем у Урана, собаки с более слабой нервной системой (рис. 1, А и Б). При этом Уран часто впадала в сонное состояние, сопровождающееся отсутствием ответных реакций в ЭЭГ (рис. 1, В). Под влиянием электрокожных раздражений тонус коры головного мозга повышался и отмечалось продление реакции до конца действия раздражителя, т. е. до 5 сек. (см. рис. 1, Б и Г) вместо обычной длительности в 2,5 сек.

4. *Различия в электрографическом выражении следовых процессов* указывают на длительное удержание следов раздражения у Урана, собаки со слабой нервной системой, полное отсутствие таких следов у Зон-

тика, животного с уравновешенной нервной системой, весьма неустойчивый, «перемежающийся» характер последействия у Мишки, собаки крайне не уравновешенной. Для Урана наиболее характерными являются длительные (до 3 мин.) следовые реакции, выражающиеся в депрессии биоэлектрической активности (рис. 3, А и Б). Часто эти периоды длительной депрессии сменяются кратковременными (до нескольких секунд) периодами положительной индукции (рис. 3, Б₃). Однако такая форма развития следовых процессов не является единственной. Иногда у этой же собаки периоды депрессии длятся меньше и сменяются периодом положительной индукции уже через 30 сек. (рис. 3, Г). Столь большая разница в продолжительности следовых реакций не обусловлена наличием электрокожного безусловного подкрепления (рис. 3, А и Б), так как длительная депрессия часто наблюдается и при отсутствии электрокожного подкрепления. У собаки Зонтика сразу же после прекращения применения раздражителей как «индифферентного» (рис. 2, А), так и условного (рис. 4, А и Б — без электрокожного подкрепления и рис. 4, В и Г — с электрокожным подкреплением) сразу же восстанавливается активность, аналогичная исходной.

У собаки Мишки последействие носит чрезвычайно неустойчивый характер. В ряде случаев оно очень коротко (рис. 2, В и Г). При применении нового раздражителя, вызывавшего четкую ориентировочную реакцию животного (рис. 5, А и Б) следовые реакции длятся более 10 сек. Однако чаще всего электрографическая картина последействия у собаки Мишки выражается в появлении на фоне биоэлектрической активности, аналогичной исходной, специфических кратковременных всплесков потенциалов, превышающих по своей величине исходный уровень в 3—5 раз (рис. 5, В и Г). Через 40—60 сек. можно вновь зарегистрировать следовые реакции, чрезвычайно сходные с наблюдаемыми сразу же после прекращения раздражения. Такой характер последействия не обуславливается ни видом раздражения, ни его интенсивностью.

Таким образом, для животного со слабой нервной системой (Уран) характерны сравнительно низкий уровень исходной биоэлектрической активности, низкая реактивность, небольшой диапазон работоспособности и очень длительные следовые реакции, преимущественно депрессивного характера. Для более сильных животных характерны высокий уровень исходной активности, сравнительно высокая реактивность, больший диапазон работоспособности и значительно менее электрографически выраженные следовые реакции. В ЭЭГ собак, обладающих более сильной нервной системой, можно также обнаружить различия. У собак уравновешенных ЭЭГ носила очень стабильный характер. У животных с не уравновешенными основными нервными процессами в ЭЭГ часто наблюдалась «перемежающаяся» активность, что характерно как для исходной электрической активности, так и для следовых реакций. Необходимо отметить, что эти данные о перемежающемся характере фоновой биоэлектрической активности у не уравновешенных собак совпадают с данными, полученными Глезер, Гуревич и Леушиной (1954).

Настоящая работа является попыткой дальнейшего изучения электрофизиологической характеристики собак с различными типологическими особенностями. Однако относительно небольшое количество животных (3 собаки) и отсутствие дублирования животных сходных типов нервной системы пока не дают достаточных оснований делать окончательные выводы. Поэтому следует ограничиться таким предварительным заключением:

1. Типологические особенности собак получают отчетливое отражение в их электроэнцефалограммах.

2. Можно предполагать, что использование такого функционального теста, как электрофизиологическая реактивность клеток коры головного мозга, поможет в дальнейшем электрографическому выявлению типологических особенностей животных.

3. Электрографическое выражение следовых процессов, по-видимому, является наиболее тонким показателем, свидетельствующим о различных типологических особенностях животных.

On the Electrophysiological Characteristics of Dogs with Various Typological Peculiarities

V. N. Dumenko

Summary

The author attempted a study of the electrophysiological characteristics of dogs with various typological peculiarities. The investigation was conducted on three dogs of different nervous system type (weak, strong unbalanced and strong balanced). It should be stressed that the relatively small number of animals (3 dogs), on the one hand, and the lack of duplication of animals of a similar type, on the other, does not as yet yield sufficient grounds for any definite inferences, and we must confine ourselves to the preliminary conclusion that: 1) the typological features of dogs are distinctly reflected in their electroencephalograms. 2) It may be assumed that applying a functional test—the electrophysiological reactivity of the cortical cells—will further the electrographic determination of typological features in animals. 3) The electrographic effect of trace processes is, apparently, the most sensitive indicator of various typological peculiarities.