

раздражения от  
над трепанацион-  
ной поверхности

раздражение ука-  
закономерно вы-  
люны больше в  
анода. Величи-  
головного мозга

ой при рефлек-  
кто, приведены  
ны подчиняет-

и при примене-  
мелившейся в

ловного мозга  
акое же коли-  
тая».

ким током со-  
ной» падает и  
Все это ука-  
зрета при не-  
рной дуги.

## ritical Points

in reflex and  
were carried  
was carried  
method pro-  
stimulators  
conditioned-  
ent leads to  
application

## Зміни в електроенцефалограмі, зареєстровані під час здійснення умовного рефлексу, що виникають після дії на мозок слабких імпульсних струмів

М. Д. Стеценко

З того часу, як опубліковано дослідження Данилевського [3], Ларіонова [9], Саркісова [17], багато дослідників вивчали питання про електричні відповіді мозку на подразнення рецепторів.

Деякі дослідники [4, 7] звернули увагу на те, що, незважаючи на припинення подразнення рецепторів і відпочинок, у дальших записах електроенцефалограми (ЕЕГ) спостерігаються такі самі характерні зміни, як при дії подразників. Згадані автори пояснили цей факт як наслідок виникнення умовнорефлекторних зв'язків з обстановкою досліду. Вивчення ЕЕГ, зареєстрованої під час здійснення умовного рефлексу, у тварин розпочато пізніше, ніж у людей. Вперше вивчав це питання на собаках з вживленими електродами над чутливою та руховою ділянками кори Лаптев [8] у лабораторії П. К. Анохіна.

Лаптев прийшов до висновку, що зміни ЕЕГ не відрізняються від тих, що виникають під час дії індиферентних подразників і дуже залежать від різних станів кори.

Ліванов [12] відзначає, що гальмування приводить до складного комплексу змін у біострумах мозку. Він припустив, що локалізація умовного рефлексу змінюється під час його становлення, виникаючи насамперед між двома осередками умовного і безумовного подразників у корі. Пізніше умовний подразник адресується переважно до коркового центра безумовного подразника. Зв'язок спрощується, але функціональний стан коркових центрів умовного подразника також змінюється.

Дослідження Когана, Баденко, Чукаріної і Климова [6], Лур'є, Рабінович і Трофімова [13], Думенко [5] та інших авторів показали, що зміни в ЕЕГ переважно охоплюють ті ділянки кори, між якими відбувається замикання тимчасового зв'язку. Сахіуліна [19] показала, що усталений умовний подразник викликає появу високочастотних коливань у сенсомоторній ділянці, а також іноді в ділянці ядерної зони відповідного аналізатора і, крім того, повільні коливання в усій корі.

В роботі Ліванова, Королькової і Френкель [10] описано методичні підходи різних дослідників до вивчення умовно-рефлекторних функцій за допомогою ЕЕГ.

Безпосереднє вивчення ЕЕГ під час умовнорефлекторної діяльності не дозволило побачити специфічні зміни через складність і мінливість біопотенціалів. Другий підхід базується на вивченні змін альфа-ритму у людей, який спостерігається при відведенні від потиличної ділянки кори. Сторонній подразник після ряду його сполучень із світлом викликає депресію альфа-ритму. Цей спосіб дозволяє встановити риси, властиві умовнорефлекторній діяльності, але його можливості обме-

жені. Третій напрям досліджень застосував Коган. Над центром рухового аналізатора кінцівки тварини, який визначають прямим електричним подразненням, встановлюють електроди. Записують коливання електричного потенціалу, зв'язані з пасивним рухом кінцівки. Сполучення пасивного руху кінцівки з індиферентним подразником згодом дає можливість викликати зміни біопотенціалів під час ізольованого застосування подразника, без руху кінцівки. Четвертий напрям відбився в дослідженнях Ліванова та його співробітників. Щоб довідатись про зміни електричної активності кори, зв'язані з установленим умовних зв'язків, використовують явище засвоєння ритму в корі мозку.

Вивченю електроенцефалографічного виразу умовнорефлекторної діяльності присвячено багато праць, кількість яких, особливо за останні роки, різко збільшилася. Це питання неодноразово обговорювали на фізіологічних з'їздах, конгресах і спеціальних колоквіумах та конференціях з питань електроенцефалографії. Однак у літературі ми знайшли лише невелику кількість праць, присвячених впливу подразнення кори мозку індукційним і постійним струмом на природну електричну активність мозку та умовнорефлекторну діяльність.

Гедевані [2] і Мак Келлоч [22] сповіщають про виникнення депресії електричної активності кори та про зниження м'язової діяльності як рефлекторної, так і викликаної прямим подразненням кори внаслідок електричного впливу на деякі коркові поля. Ліванов і Королькова [11], подразнюючи індукційним струмом частотою 100 гц ділянку рухового аналізатора у кроликів, спостерігали глибоку депресію біострумів у великій ділянці кори, а також ослаблення чи випадіння раніше виробленого умовного рефлексу. Електричне подразнення коркового кінця зорового аналізатора слідом за короткочасною депресією викликало довгочасну ексалтацію електричної активності мозку у вигляді збільшення амплітуди коливань, що переважала не в сенсорній зоні кори мозку, де відбувалося подразнення, а в моторній зоні. Автори довели також можливість виробити умовний рефлекс за допомогою прямого ритмічного подразнення індукційним струмом відповідних зон кори мозку.

Русінов [16], надаючи великого значення електротонічним впливам у функції замикання тимчасового зв'язку, вважає, що природні електротонічні впливи подібні до дії постійного струму на нервову систему. На основі цього припущення Русінов із співробітниками виконав кілька досліджень [14, 15]. Автори підкреслюють [15], що анод і катод постійного струму, прикладені до кори мозку, не можна взяжати «абсолютними антигоністами». Ефект їх дії залежить від вихідного функціонального стану кори.

Приступаючи до свого експериментального дослідження, ми не ставили перед собою завдання безпосередньо вивчити механізм тимчасового зв'язку. Ми прагнули тільки шляхом зіставлення встановити чи відкинути вплив слабких імпульсних струмів на відтворення ритмів ЕЕГ під час здійснення умовного рефлексу, а також в умовах тимчасового подавлення умовнорефлекторних відповідей.

Нас цікавила також можливість підтвердити виявлену нами за допомогою інших методів різницю у впливі на мозок слабких імпульсних струмів кількох частот у межах частот природної електричної активності мозку.

### Методика досліджень

Реєстрацію ЕЕГ проведено у собак з вживленими електродами в тих самих дослідах, під час яких вивчали зміни умовнорефлекторної діяльності, а також зміни ЕЕГ, зареєстровані поза умовнорефлекторною діяльністю. Методику дослідів опи-

сано в наших раніше на-  
ташованих над півкуле-  
но умовну рухову захи-  
ня умовного рефлексу  
на їх дії. ЕЕГ розшифр-  
нас цікавила динаміка  
які передували дії умов-  
разника, в п'яту і шосту  
екунди безпосередньо  
дослідження кожного у-  
ній обробці п'ять відріз-

Результати оброб-  
умовних подразників і  
но записані на стріч-

Проведено 72  
250 відрізків ЕЕГ.  
ж порядку. В графі-  
вань в герцах (гц)  
ровольтах (мкв), а  
ти до 50 гц показа-  
ти вище 50 гц пока-  
60, 70 гц і т. д.

На додаток до  
но майже так, як  
статті по необхідні  
застосований нам  
151—155).

Зіставляючи гра-  
фіях, звертаємо на-  
частот у группі 60—  
час здійснення умов-  
ражено під час дії  
метронома позитиву.  
Однак при наступу  
на значно менше ча-  
60—120 гц відзна-  
а також позитивні  
рух подавлено ви-  
виражено збільш

Зіставлення з  
зуве, що тоді як ді-  
зитивного і диферен-  
амплітуд, то після  
під час дії диферен-  
шення амплітуд, з-  
ження або зменшен-  
«спалахи» збільш-  
кунд дії позитиву

До впливу с-  
значено тенденції  
тервалі частот 60  
зменшення амплі-

Зіставляючи  
увагу на зміни п-  
му спостерігалос-

сано в наших раніше надрукованих працях [20, 21]. ЕЕГ реєстрували з електродів, розташованих над півкулею головного мозку, протилежною тій кінцівці, на якій вироблено умовну рухову захисну реакцію. Порівнювали ЕЕГ, зареєстровані під час здійснення умовного рефлексу, до дії імпульсних струмів і через 18 хв. після припинення їх дії. ЕЕГ розшифрували так само, як у попередніх наших дослідженнях. Оскільки нас цікавила динаміка змін, ми обробляли математично ЕЕГ в інтервалі двох секунд, які передували дії умовного подразника, потім у перші дві секунди дії умовного подразника, в п'яту і шосту секунди, дві останні секунди і потім відрізок ЕЕГ через дві секунди безпосередньо після припинення дії умовного подразника. Отже, для дослідження кожного умовного подразника за інтервал в 10 сек. піддавали математичній обробці п'ять відрізків ЕЕГ.

Результати обробки оформлені у вигляді таблиць і графіків, відповідно до дії умовних подразників і зіставляються з руховою захисною реакцією тварин, одночасно записаній на стрічці кімографа.

### Результати досліджень

Проведено 72 досліди на чотирьох тваринах. Всього розшифровано 250 відрізків ЕЕГ. Решта зіставлень ЕЕГ проведена візуально в такому ж порядку. В графіках на горизонтальній осі відкладено частоти коливань в герцах ( $гц$ ), на вертикальній осі — їх середні амплітуди в мікрольтах ( $мкв$ ), а на похилій осі — повторюваності цих частот. Частоти до 50  $гц$  показані індивідуально і досить близько до номіналу, частоти вище 50  $гц$  показані у вигляді груп частот, що наближаються до 60, 70  $гц$  і т. д.

На додаток до графіків складено таблиці, в яких частоти згруповано майже так, як при аналізі ЕЕГ людини. Графіки наведені в цій статті по необхідності у невеликій кількості. Однак вони ілюструють застосований нами методичний прийом (рис. 1, 2, графіки 81—85 і 151—155).

Зіставляючи повторюваності частот по групах у графіках і таблицях, звертаємо насамперед увагу на збільшення повторюваностей частот у групі 60—120  $гц$ . Це збільшення повторюваностей частот під час здійснення умовнорефлекторного руху кінцівки однаково добре виражено під час дії різних умовних подразників — дзвоника, світла, метронома позитивного і навіть під час дії індинферентного подразника. Однак при наступних застосуваннях індинферентного подразника ця зміна значно менше виражена. Збільшення повторюваностей в групі частот 60—120  $гц$  відзначається і під час дії диференціюального метронома, а також позитивного метронома в тому разі, коли умовнорефлекторний рух подавлено внаслідок застосування імпульсного струму. Менш чітко виражено збільшення повторюваностей в групах більш низьких частот.

Зіставлення зміни амплітуд під час дії умовного подразника показує, що тоді як до впливу струмів у групі 1—3  $гц$  під час звучання позитивного і диференціюального метронома переважає збільшення амплітуд, то після дії струмів спостерігаємо строкату картину. Тепер під час дії диференціюального метронома частіше відзначається збільшення амплітуд, а під час дії позитивного метронома переважає збереження або зменшення амплітуд. В деяких дослідах спостерігаються «спалахи» збільшення амплітуд, найчастіше під час п'ятої і шостої секунд дії позитивного метронома.

До впливу струмів, під час дії диференціюального метронома відзначено тенденцію до збереження і навіть до зменшення амплітуд в інтервалі частот 60—120  $гц$ . Після впливу струмів нерідко спостерігалося зменшення амплітуд також в інтервалі 13—45 і 8—12  $гц$ .

Зіставляючи зміни повторюваностей окремих частот, ми звернули увагу на зміни повторюваності частот 25 і 33  $гц$ . Якщо до впливу струму спостерігалося збільшення повторюваності частоти 25  $гц$  в одному з

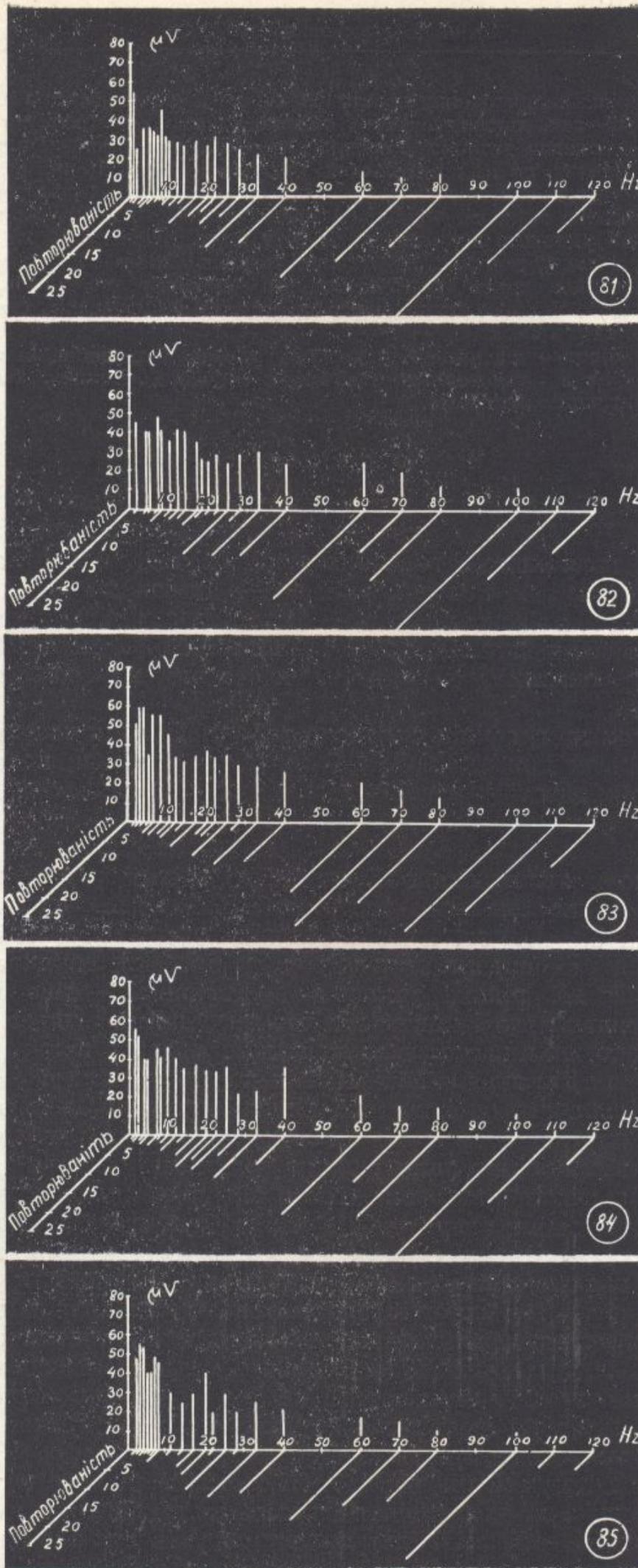


Рис. 1. Графіки 81—85 з досліду № 305 на собаку 4. XI 1955 р. ЕЕГ зареєстрована під час дії метронома позитивного, до дії струму.

Графік 81 — дві секунди, що передують дії умовного подразника; графік 82 — перші дві секунди дії умовного подразника; графік 83 — п'ята і шоста секунди дії умовного подразника; графік 84 — останні дві секунди дії умовного подразника; графік 85 — після припинення дії умовного подразника.



Рис. 2. Графіки 151—155 з досліду № 305 на собаку 4. XI 1955 р. ЕЕГ зареєстрована під час дії струму.

Графік 151 — дві секунди, що передують дії умовного подразника; графік 152 — перші дві секунди дії умовного подразника; графік 153 — п'ята і шоста секунди дії умовного подразника; графік 154 — останні дві секунди дії умовного подразника; графік 155 — після припинення дії умовного подразника.

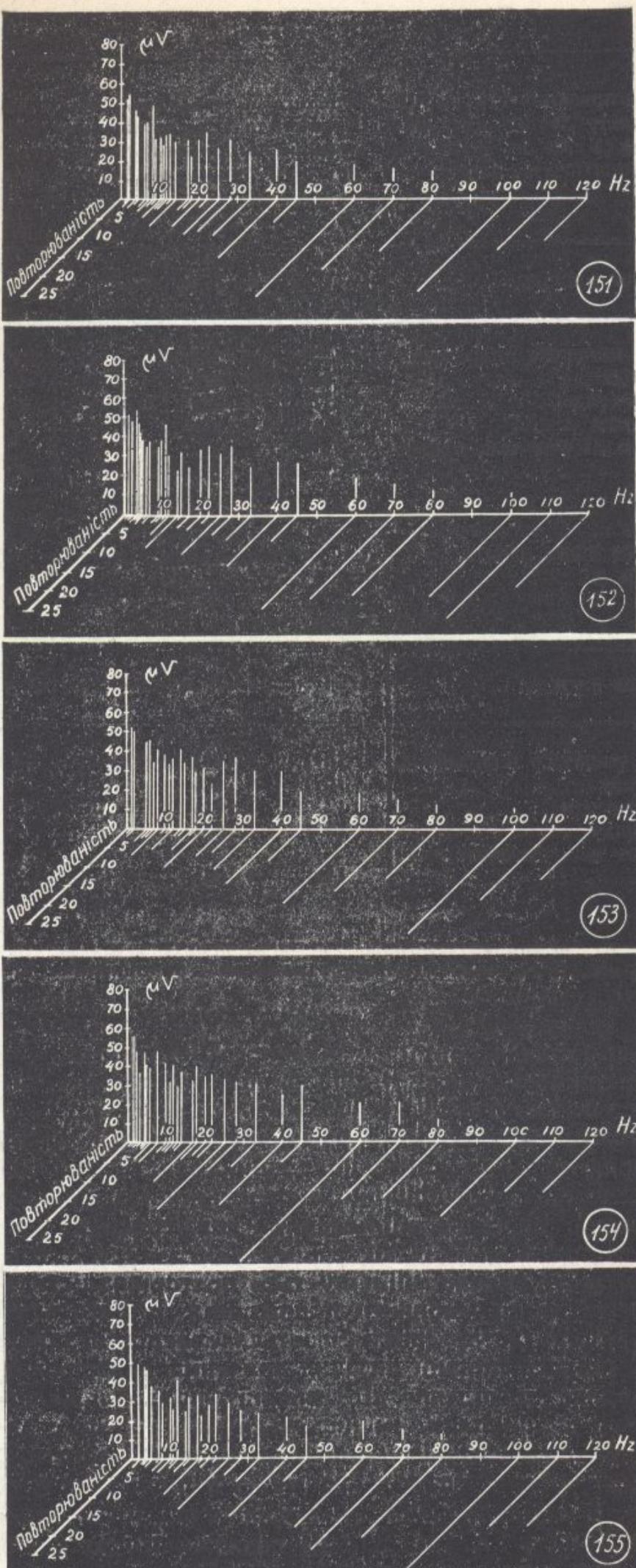


Рис. 2. Графіки 151—155 з досліду № 305 на собакі Шарику 4. XI 1955 р. ЕЕГ зареєстрована під час дії метронома позитивного після впливу імпульсного струму частотою 100 гц (1 : 4).  $J_{ef} = 100$  мка.

Графік 151 — дві секунди, що передують дії умовного подразника; графік 152 — перші дві секунди дії умовного подразника; графік 153 — п'ята і шоста секунди дії умовного подразника; графік 154 — останні дві секунди дії умовного подразника; графік 155 — після припинення дії умовного подразника.

ЕЕГ зареєстро-

дії  
графік 84 — остан-  
нього подразника,

Порівняння повторюваностей частот і середніх значень амплітуд у графіках 81—85 і 151—155 із досліду № 305 на собакі Шаріку до і після впливу імпульсного струму частотою 100 гц (1 : 4)  $Jef = 100 \text{ мка}$ . Умовний подразник — метроном позитивний-240. Перші числа — повторюваності частот, другі (в дужках) — середні значення амплітуд.

## До лії струму

Умови досліду	1—3 гц	4—7 гц	8—12 гц	13—45 гц	60—120 гц
До початку дії умовного подразника	3 (37)	7 (33)	6 (44)	54 (26)	108 (10)
Перші дві секунди . . . . .	2 (44)	3 (42)	7 (39)	49 (29)	122 (14)
П'ята і шоста секунди . . . . .	3 (57)	4 (45)	10 (45)	46 (32)	128 (14)
Останні дві секунди . . . . .	2 (54)	5 (40)	7 (42)	53 (32)	117 (13)
Після припинення дії умовного подразника . . . . .	2 (52)	4 (45)	4 (37)	46 (26)	82 (11)

Примітка. Умовнорефлекторна відповідь — рух лапи тварини — почалася через дві секунди після початку дії умовного подразника і тривала дві секунди після припинення його дії.

## Після дії струму

Умови досліду	1—3 гц	4—7 гц	8—12 гц	13—45 гц	60—120 гц
До початку дії умовного подразника	3 (51)	8 (41)	11 (36)	69 (29)	105 (12)
Перші дві секунди . . . . .	4 (51)	8 (40)	10 (37)	59 (29)	128 (13)
П'ята і шоста секунди . . . . .	3 (51)	7 (41)	14 (37)	68 (31)	74 (12)
Останні дві секунди . . . . .	4 (49)	7 (43)	11 (41)	74 (33)	105 (11)
Після припинення дії умовного подразника . . . . .	3 (48)	4 (40)	9 (35)	62 (26)	129 (12)

Примітка. Умовнорефлекторна відповідь почалася майже одночасно з дією умовного подразника і скінчилася майже одночасно з припиненням дії умовного подразника.

періодів, більш виразне при дії позитивного метронома, ніж при дії метронома диференціюального, то після впливу струму характер зміни повторюваності частоти 25 гц залежить від частоти застосованого струму. У післядії імпульсного струму частотою 100 гц  $J_{ef}=100$  мка, в одному з періодів дії умовного подразника настає збільшення повторюваності частоти 25 гц в природній електричній активності мозку, яке значно перевищує звичайне збільшення (див. графіки досліду № 305). Слід зазначити, що внаслідок дії струму тієї самої частоти, але більшої сили ( $J_{ef}=500$  мка) значно збільшується повторюваність частоти 25 гц в ЕЕГ, що передує дії умовного подразника. В багатьох випадках, а також щодо інших частот спостерігається своєрідна закономірність — якщо в силу якихось причин вихідне значення повторюваності частоти незвичайно велике, то під час дії умовного подразника повторюваність не збільшується, а, навпаки, зменшується. В післядії струму частотою 10 гц ( $J_{ef}=100$  мка) збільшення повторюваності частоти 25 гц значно менш виражене, ніж до впливу струму, а в післядії струму тієї самої частоти 10 гц, але більшої сили ( $J_{ef}=500$  мка) збільшення повторюваності частоти 25 гц в ЕЕГ під час дії позитивного метронома зовсім не виражене. В тих дослідах, де після застосування імпульсного струму частотою 10 гц були відсутні умовнорефлекторні відповіді на позитивний умовний подразник, повторюваність частоти 25 гц під час дії умовного подразника не збільшується.

Водночас у тих до-  
неповне подавлення ум-  
ний подразник (відпові-  
ня дії умовного подра-  
рюваності частоти 25 а-  
менш виразне, ніж до-  
аналогічні, але менш

Все наведене виши  
За даними Г. Т. Сахіу  
го мозку собаки частота  
а частота 33 гц лежить  
тім'яної ділянки.

Виходячи з уявлення про функції мозку з метаболізмом, що електричні коливання в корі завдяки наявності іонів натрію та калію. За даними багатьох дослідників зміни ЕЕГ найдовше та найглибше відбуваються в корі мозку на границі її з тім'янкою, після підвищеного дієвого ділення частотою 25 гц. Важливим є також екзальтація. Імпульси, які викликані в корі мозку, можуть зумовити підвищену діяльність тих структур, які відповідають за підтримання та реалізацію функцій.

Все сказане нам  
ності частот 25 і 33 а  
зв'язку. Наші дані та  
числі інших бути оди-  
нимчасовим зв'язком

Добре розуміючи  
дії різних ділянок  
вважаємо тільки, що  
зіставлення елементі  
чайних умовах і при  
шому з'ясуванню ме  
обов'язок відкинути  
каючі при умовнорес  
кання», що їх І. П.  
шою теорію повинні  
ши наявність корков  
лов, ми приходимо до  
вираз на відстані ти

А чому не виразили, які відбуваються провідної діяльності? Раніше вони не навели. Водночас утворень у цьому відношенні є дуже багато.

У працях же Лірів уже давно зверн

\* А. Гасто, Р.  
С. Юс, Журнал высше-

графіках 81—85 і  
імпульсного струму  
з позитивний-240.  
значення амплітуд

-45 гц	60—120 гц
34 (26)	108 (10)
49 (29)	122 (14)
46 (32)	128 (14)
53 (32)	117 (13)
16 (26)	82 (11)

арини — почалася  
зві секунди після

-45 гц	60—120 гц
(29)	105 (12)
(29)	128 (13)
(31)	74 (12)
(33)	105 (11)
(26)	129 (12)

ночасно з дією  
умовного под-

при дії мет-  
ректор зміни  
застосованого  
 $\mu$ =100 мкА, в  
лення повторю-  
вості мозку, яке  
піду № 305).  
але більшої  
частоти 25 гц  
випадках, а  
змінність —  
ності частоти  
повторюваність  
у частотою  
5 гц значно  
у тієї самої  
повторюва-  
на зовсім не  
ного струму  
на позитив-  
ні дії умов-

Водночас у тих дослідах, де внаслідок впливу струму відзначалося неповне подавлення умовнорефлекторної відповіді на позитивний умовний подразник (відповідь з'являлася через 20—30 сек. після припинення дії умовного подразника), спостерігалося деяке збільшення повторюваності частоти 25 гц під час дії умовного подразника, однак значно менш виразне, ніж до дії струму. Зміни повторюваності частоти 33 гц аналогічні, але менш характерні.

Все наведене вище дозволяє висловити деякі робочі припущення. За даними Г. Т. Сахіуліної [19], в електричній активності кори головного мозку собаки частота 25 гц найбільш характерна для лобної ділянки, а частота 33 гц лежить в інтервалі частот (33—35 гц), характерних для тім'яної ділянки.

Виходячи з уявлень про зв'язок природної електричної активності мозку з метаболізмом його нервових структур, необхідно припустити, що електричні коливання частотою 25 гц генеруються в певних ділянках кори завдяки наявності певних ритмічних метаболічних процесів. За даними багатьох авторів, у процесі вироблення умовних рефлексів зміни ЕЕГ найдовше спостерігаються у лобній, моторній ділянці кори і на границі її з тім'яною. Втручання в метаболічні процеси цієї ділянки кори мозку застосуванням імпульсного струму різної частоти приводить до неоднакових наслідків. Імпульсний струм частотою 100 гц залишає після себе підвищеною діяльністю нервових структур, що генерують коливання частотою 25 гц під час замикання тимчасового зв'язку і навіть їх ексальтацію. Імпульсний струм частотою 10 гц залишає у післядії знижену діяльність тих самих структур, що в деякій мірі пов'язано з порушенням замикання тимчасового зв'язку.

Все сказане нами не слід тлумачити так, нібіто зміни повторюваності частот 25 і 33 гц є єдиними винуватцями замикання тимчасового зв'язку. Наші дані тільки показують, що відзначувані зміни можуть в числі інших бути одним з індикаторів для спостережень за усталеним тимчасовим зв'язком у корі головного мозку.

Добре розуміючи, що тимчасовий зв'язок відбувається при взаємодії різних ділянок кори і глибше розташованих відділів мозку, ми вважаємо тільки, що застосований нами методичний спосіб кількісного зіставлення елементів ЕЕГ під час здійснення умовного рефлексу у звичайних умовах і при тимчасовому його порушенні може сприяти дальшому з'ясуванню механізму тимчасового зв'язку. Ми вважаємо за свій обов'язок відкинути погляд А. Гасто та ін., які пишуть: «Отже, виникаючі при умовнорефлекторній діяльності «тимчасові зв'язки» і «замикання», що їх І. П. Павлов та його школа локалізують у корі, за нашою теорією повинні бути віднесені до діенцефальної ділянки. Показавши наявність коркових осередків збудження, про які писав І. П. Павлов, ми приходимо до висновку, що вони являють собою не що інше, як вираз на відстані тих явищ, які відбуваються у глибині мозку» \*.

А чому не вираз керування, координації корою мозку тими процесами, які відбуваються у глибині мозку? Прямих доказів відсутності провідної діяльності кори під час замикання тимчасового зв'язку автори не навели. Водночас сам І. П. Павлов не відкидав ролі підкоркових утворень у цьому відношенні.

У працях же Ліванова, Когана, Анохіна, Русінова та інших авторів уже давно звернено увагу на роль підкоркових утворень при формуванні тимчасового зв'язку.

\* А. Гасто, Р. Наке, С. Донжье, А. Роже, Ф. Моррел, А. Юси і С. Юс, Журнал высшей нервной деятельности, т. VII, в. 2, 1957, с. 209.

вани і здійснені тимчасового зв'язку в поєднанні з діяльністю кори мозку.

У наших дослідах в ЕЕГ, зареєстрованій під час умовнорефлекторного акту після дії струмів в інтервалі частот 1—3 гц, найчастіше спостерігалося збільшення повторюваності частот, тоді як до дії струму спостерігалося то збільшення, то зменшення. У тій самій групі частот після впливу імпульсних струмів, у період дії диференціюального метронома переважає збільшення амплітуди коливань. У тій самій групі частот в ЕЕГ під час спокійного стану тварини після дії струмів спостерігались збільшення кількості коливань і підвищення їх амплітуд, дисоціація ритмів, поява повільних хвиль великої амплітуди з непостійним ритмом. Максимум цих явищ збігався з часом подавлення умовних рефлексів. Тому активізація нервових структур, що генерують низькі частоти, або ж активізація якихось метаболічних процесів у тих структурах пов'язана з гальмуванням. Характерне збільшення повторюваності в інтервалі частот 60—120 гц під час дії умовного подразника, при порушенні умовнорефлекторної відповіді внаслідок дії імпульсного струму спостерігається на фоні низьких вихідних величин в ЕЕГ, зареєстрованій під час спокійного стану тварини. Після впливу імпульсних струмів в ЕЕГ, зареєстрованій під час здійснення умовного рефлексу, виразніше помітно зменшення амплітуди коливань під час дії диференціюального метронома в групі гаммаподібних коливань. Зменшення амплітуди коливань поширилося також на бета- й альфаподібні коливання.

Все перелічене можна розглядати як зниження активності структур, що генерують коливання більш високих частот, також пов'язане з гальмуванням. Отже, при стані гальмування одночасно з підвищеннем активності структур, що генерують коливання низької частоти, знижується активність структур, які генерують коливання високої частоти. Якщо на мозок діють імпульсні струми тієї самої частоти, але різної тривалості імпульсу, то зміни в ЕЕГ під час здійснення умовного рефлексу, так само як і зміни, виявлені за допомогою інших тестів, сильніше виражені при меншій тривалості імпульсу. Через те, що кількості електрики виражені в мікрокулонах і за цим показником однакові, то різниця в дії пояснюється більшим амплітудним значенням струму в імпульсі, більшою потужністю імпульсу.

Цей факт у поєднанні з фактом зміни амплітуд коливання природної електричної активності мозку при порушенні умовного рефлексу внаслідок дії імпульсних струмів дозволяє нам вважати, що при порушенні тимчасового зв'язку і, отже, при його замиканні велику роль відіграє не тільки ізоритмія відповідних структур мозку як умова їх співпраці, роль якої доведена в дослідженнях Ліванова, але також ізоенергія. Величина енергії, яка надходить з ритмами природної електричної активності нервової системи в одиницю часу, в умовах замикання тимчасового зв'язку має досягти деякої порогової величини.

Одержані нами дані про зміну умовнорефлекторної діяльності і відповідні до них зміни в ЕЕГ, що залежать від якості імпульсних струмів у післядії, примушують звернути особливу увагу на слідові явища в нервовій системі. І. С. Беріашвілі [1] вважає, що утворення тимчасового зв'язку супроводжується морфологічними змінами в клітинах і синапсах, які найшвидше виникають і найдовше затримуються в корі мозку.

Ми вважаємо, що при вивчені ЕЕГ під час умовного рефлексу доцільно викликати тимчасові порушення умовного рефлексу шляхом дії імпульсних струмів спеціально підібраних параметрів на різні структури мозку. При цьому аналізу треба піддавати не тільки повторюваності частот по групах, а й повторюваності окремих частот; не тільки зміни

сумарного значення амплітуд по групах ч

Ми прийшли так ханізму нервових про значення електрично часовим порушенням ментне вивчення внут обхідне одномоментн відповідей у різних сації, а також секре доване подразненн пов'язане з певними При оцінці і зіставл регуляції під час од кількісний, а й стати електронного аналіз

1. Беріашвілі 1956, с. 3.
2. Гедевані Д. № 5, 1943.
3. Данилевский
4. Данилов И.
5. Думенко В. физiol., I, 1955, с. 320,
6. Коган А. Б. Тезисы докладов на V АН СССР, 1955, с. 308.
7. Лазуко Н. Н. 1957, с. 124.
8. Лаптев И. И. кол., 1941, с. 135.
9. Ларионов В.
10. Ливанов М. нервной деят., т. 1, 1951.
11. Ливанов М. т. I, в. 3, 1951, с. 332.
12. Ливанов М. макол., Изд-во АН СССР, 1955.
13. Лурье Р. Н. нервной деят., т. 6, в. 1, 1951.
14. Наумова Т.
15. Новикова . нервной деят., т. 2, в. 1, 1951.
16. Русинов В.
17. Саркисов В. 10, 1954.
18. Сахиулина
19. Сахиулина
20. Стеценко М.
21. Стеценко М.
22. Mc Cullough

Інститут фізіології  
Академії наук України  
лабораторія

діяльністю кори  
мовнорефлексор-  
наїчастіше спо-  
до дії струму  
шій групі частот  
шіювального ме-  
тій самій групі  
струмів спосте-  
амплітуд, дисо-  
з непостійним  
я умовних реф-  
нізькі частоти,  
руктурах пов'яз-  
ностей в інтер-  
при порушенні  
струму спосте-  
естрованій під  
струмів в ЕЕГ,  
виразніше по-  
енціювального  
амплітуди ко-  
вання.

шності струк-  
к пов'язане з  
підвищеннем  
ти, знижує-  
кої частоти.  
и, але різної  
мовного реф-  
єктів, сильні-  
до кількості  
однакові, то  
ям струму в

ення природ-  
го рефлексу  
при пору-  
лику роль  
ж умова їх  
також ізо-  
ї електрич-  
замикання  
и.  
шності і від-  
них струмів  
ї явища в  
имчасового  
х і синап-  
торі мозку.  
флексу до-  
пляхом дії  
структурі  
шованості  
ьки зміни

сумарного значення амплітуд, як гадають деякі автори, а й значення амплітуд по групах частот і, мабуть, амплітуд окремих частот.

Ми прийшли також до висновку, що для дальнішого з'ясування механізму нервових процесів як процесів саморегуляції та для з'ясування значення електричних феноменів електроенцефалограми, поряд з тим-часовим порушенням функцій, істотну користь може принести одномоментне вивчення внутрішніх і зовнішніх проявів тих самих функцій. Необхідне одномоментне вивчення електроенцефалограми, електричних відповідей у різних структурах мозку, аферентної та еферентної імпульсації, а також секреторних, моторних, судинних і інших відповідей на дозоване подразнення рецепторів. Таке одномоментне вивчення має бути пов'язане з певними структурами мозку з урахуванням їх морфології. При оцінці і зіставленні електричних феноменів різних ланок нервової регуляції під час однакових фізіологічних актів необхідний не тільки кількісний, а й статистичний підхід, який можливий лише за допомогою електронного аналізатора біоелектричних коливань.

#### ЛІТЕРАТУРА

1. Беріташвили И. С., Труды Института физiol. АН Груз. ССР, 10, 1956, с. 3.
2. Гедевани Д. М., Труды Института физiol. им. акад. И. Беріташвили, № 5, 1943.
3. Данилевский В. А., Физiol. сборник, 2, 1891, с. 629.
4. Данилов И. В., Журн. высшей нервной деят., т. V, в. 4, 1955, с. 574.
5. Думенко В. Н., Труды Института высшей нервной деят. АН СССР, серия физiol., I, 1955, с. 320, 335.
6. Коган А. Б., Баденко Л. В., Чукарина К. А., Климов В. И., Тезисы докладов на VIII всесоюзном съезде физiol., биохим. и фармакол., Изд-во АН СССР, 1955, с. 308.
7. Лазуко Н. Н., Бюлл. экспер. бiol. и мед., Приложение к журн. № 1, 1957, с. 124.
8. Лаптев И. И., Доклад на I сессии Моск. об-ва физiol., биохим. и фармакол., 1941, с. 135.
9. Ларионов В. Е., Невролог. вестник, 7, в. 3, 1899, с. 44.
10. Ливанов М. Н., Королькова Т. А., Френкель Г. М., Журн. высшей нервной деят., т. 1, 1951, с. 521.
11. Ливанов М. Н. и Королькова Т. А., Журн. высшей нервной деят., т. I, в. 3, 1951, с. 332.
12. Ливанов М. Н., Тезисы докладов на VIII съезде физiol., биохим. и фармакол., Изд-во АН СССР, 1955, с. 384.
13. Лурье Р. Н., Рабинович М. Я., Трофимов Л. Г., Журн. высшей нервной деят., т. 6, в. 6, 1956, с. 863.
14. Наумова Т. С., Физiol. журн. СССР, 42, № 4, 1956, с. 361.
15. Новикова Л. А., Русанов В. С., Семиохина А. Ф., Журн. высшей нервной деят., т. 2, в. 6, 1952, с. 844.
16. Русинов В. С., Журн. высшей нервной деят., т. 7, в. 6, 1957, с. 862.
17. Саркисов С. А., Советская неврология, психиатрия и психология, З. в. 10, 1954.
18. Сахиулина Г. Т., Доклады АН СССР, 104, № 1, 1955, с. 153.
19. Сахиулина Г. Т., Журн. высшей нервной деят., т. 7, в. 5, 1957.
20. Стеценко М. Д., Фізіол. журн. АН УРСР, т. II, № 5, 1956, с. 35.
21. Стеценко М. Д., Фізіол. журн. АН УРСР, т. IV, № 6, 1958, с. 730.
22. Mc Cullouch W. S., The precentral motor cortex, Illinois, 1944.

Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця  
Академії наук УРСР,  
лабораторія біофізики.

Надійшла до редакції  
20.IV 1959 р.

**Изменения в электроэнцефалограмме, зарегистрированной во время осуществления условного рефлекса, возникающие после воздействия слабых импульсных токов**

Н. Д. Степенко

**Резюме**

Сопоставлены результаты расшифровки ЭЭГ, зарегистрированной во время осуществления двигательного оборонительного условного рефлекса до и после действия на мозг слабых импульсных токов.

Установлено, что после действия импульсного тока частотой 100 гц в ЭЭГ увеличиваются повторяемости частоты 25 гц, а также 33 гц во время действия условного раздражителя. После действия импульсного тока частотой 10 гц в равных условиях повторяемости этих частот уменьшаются.

По данным Г. Т. Сахиулиной, частота 25 гц является наиболее характерной для любой области коры мозга, а частота 33 гц лежит в интервале частот, характерных для теменной области.

В ЭЭГ во время условного рефлекса после действия токов чаще наблюдается увеличение повторяемости частот в интервале 1—3 гц и увеличение амплитуды колебаний в период действия дифференцировочного метронома. В ЭЭГ при спокойном состоянии животного после действия токов наблюдалась: увеличение количества колебаний и повышение их амплитуд, диссоциация ритмов, появление медленных волн большой амплитуды с непостоянным ритмом. Максимум этих явлений совпадал с подавлением условных рефлексов. Поэтому активизация нервных структур, генерирующих низкие частоты, связана с торможением. Характерное увеличение повторяемостей в интервале частот 60—120 гц во время действия условного раздражителя, в случае нарушения условнорефлекторного ответа вследствие действия импульсного тока, происходит на фоне низких исходных величин в обзорной ЭЭГ. После воздействия импульсных токов в ЭЭГ, зарегистрированной во время осуществления условного рефлекса, ярче выражено уменьшение амплитуды колебаний во время действия дифференцировочного метронома в группе гаммаподобных и в меньшей степени в группе бета- и альфаподобных колебаний.

Следовательно, при состоянии торможения одновременно с повышением активности структур, генерирующих колебания низкой частоты, снижается активность структур, генерирующих колебания высокой частоты. Импульсный ток одной и той же частоты, но меньшей длительности импульса, при одинаковом количестве электричества вызывает большие изменения вследствие большей мощности импульса. Этот факт в сочетании с фактом изменения амплитуд колебаний в ЭЭГ при нарушении условного рефлекса позволяет нам считать, что при нарушении временной связи и, следовательно, при ее замыкании играет роль не только изоритмия, установленная М. Н. Ливановым, но также изоэнергия. Величина энергии, приносимой с ритмами естественной электрической активности нервной системы в единицу времени, в случае замыкания связи должна достигать пороговой величины.

На основании своих опытов мы не согласны с точкой зрения А. Гасто, Р. Наке, А. Роже и др. о том, что не кора мозга, а диэнцефальная область является ведущим звеном при осуществлении функции замыкания временной связи. При изучении ЭЭГ во время условного рефлекса целесообразно применять временные нарушения условных рефлексов путем действия на различные структуры мозга в хроническом

эксперименте слабых импульсных токов.

Анализу в ЭЭГ подвергнуты различные частоты и их амплитуды. Для выяснения механизма регуляции и значимости одновременного изучения, электрических явлений в мозге в данном раздражении, тонических и других явлений возможен при помощи колебаний.

**Changes in the EEG during the Effecting a Motor Action on the Brain**

The results of the experiments show that the frequency of 25 Hz is the most characteristic for any area of the cerebral cortex, while 33 Hz lies in the range of frequencies characteristic for the temporal region.

It was established that after the action of a weak impulse current of 100 Hz in the EEG there is an increase in the frequency of 25 and 33 Hz during the effecting a motor action on the brain. After the action of a weak impulse current of 10 Hz in equal conditions the frequency of these frequencies decreases.

During a condition of inhibition there is an increase in the frequency of 60—120 Hz in the EEG during the effecting a motor action on the brain, in case of disturbance of the conditioned reflex response to the conditioned stimulus. After the action of a weak impulse current in the EEG there is a decrease in the amplitude of oscillations during the action of a differentiating metronome.

With a tranquilization of the animal in the EEG: an increase in the frequency of 1—3 Hz, dissociation of rhythms, appearance of variable rhythms, increase in the amplitude of slow waves with a variable rhythm. There is a repression of conditioned reflexes, generating low frequency currents, pronounced decrease in the amplitude of oscillations in the group of gamma-like oscillations and in a lesser degree in the beta- and alpha-like oscillations.

Consequently, during the effecting a motor action on the brain there is a rise in the activity of structures generating low frequency currents, and a greater change in the activity of structures generating high frequency currents. Consequently, on the basis of our experiments the point of view of A. Roget and others that the cortex is the main link in the connection of instantaneous reflexes of the nervous system is not correct.

истрированной  
а, возникающие  
х токов

зарегистрированной  
го условного реф-  
с токов.  
ча частотой 100 гц  
а также 33 гц во  
вия импульсного  
сти этих частот

ся наиболее ха-  
33 гц лежит в

я токов чаще  
звале 1—3 гц и  
фференцировоч-  
ного после дей-  
ний и повыше-  
ных волн боль-  
явленияй сов-  
зация нервных  
можением. Ха-  
от 60—120 гц  
ушения услов-  
о тока, проис-  
г. После воз-  
во время осу-  
шение ампли-  
метронома в  
и альфаоп-

енно с повы-  
ской частоты,  
высокой час-  
тей длитель-  
за вызывает  
а. Этот факт  
ЭГ при нару-  
нарушении  
ает роль не  
же изоэнер-  
ой электри-  
случае за-

ния А. Гас-  
щефальная  
ции замы-  
шного реф-  
совых реф-  
оническом

эксперименте слабых импульсных токов специально подобранных па-  
раметров.

Анализу в ЭЭГ должны подвергаться не только повторяемости час-  
тот и их амплитуды по группам, но также индивидуальные их значения.  
Для выяснения механизмов нервных процессов как процессов само-  
регуляции и значимости феноменов ЭЭГ, с одной стороны, необходимо  
одномоментное изучение ЭЭГ, аfferентной и эffерентной импульса-  
ции, электрических ответов в различных структурах мозга при дозиро-  
ванном раздражении рецепторов и, с другой стороны, секреторных, мо-  
торных и других ответов. Необходим статистический подход, который  
возможен при помощи электронных анализаторов биоэлектрических  
колебаний.

**Changes in an Electroencephalogram, Recorded While  
Effecting a Conditioned Reflex, Arising after Acting  
on the Brain with Weak Impulse Currents**

N. D. Stetsenko

**S u m m a r y**

The results of decoding an electroencephalogram (EEG) record d while effecting a motor defensive conditioned reflex are compared before and after action on the brain with weak impulse currents.

It was established that after action of an impulse current of 100 cycles per second, the reiteration of frequencies of 25 cycles per second and 33 cycles per second is increased in the EEG during the action of the conditioned stimulus. After the action of a 10 c. p. s. impulse current under similar conditions the reiteration of these frequencies is decreased.

During a conditioned reflex after the action of currents, an increase in frequency reiteration is most often observed in the EEG in the interval 1—3 c. p. s., and an increase in the amplitude of vibrations during the action of differentiating metronome.

With a tranquil state of the animal after action of currents one notes in the EEG: an increase in the number of vibrations and their amplitudes, dissociation of rhythms, appearance of slow waves of large amplitude with variable rhythm. The maximum of these manifestations coincided with the repression of conditioned reflexes. Hence, the activation of nerve structures generating low frequencies is associated with inhibition. After the effect of impulse currents, the EEG shows, during the conditioned reflex, a more pronounced decrease in the amplitude of the vibrations during the action of a differentiating metronome in the gamma-like vibrations, and to a lesser degree in the beta- and alpha-like vibrations.

Consequently, in a state of inhibition, there occurs, along with the rise in the activity of structures generating low frequency vibrations, a fall in the activity of structures generating high frequency vibrations. An impulse current of one and the same frequency but shorter duration of impulse induces greater changes with equal quantities of electricity which is due to the greater power of the impulse. On disturbing the temporary connection and, consequently, on closing it, a role is played not only by isorhythmia, as established by M. N. Livanov, but by isoenergy as well. On the basis of his experiments the author disagrees with the viewpoint of A. Gasteau, R. Nake, A. Roget and others to the effect that the diencephalic region rather than the cortex is the important link in effecting the function of closing the temporary connection. Electronic analysers should be employed for analysis of instantaneous manifestations of electrical activity in various structures of the nervous system during the closing of the temporary connection.