

Характеристика збудливості різних аналізаторів при слідовому рухово-захисному умовному рефлексі

Т. В. Васечко

*Лабораторія вищої нервової діяльності Інституту фізіології
ім. О. О. Богомольця АН УРСР, Київ*

Вперше слідові умовні рефлекси вивчали в лабораторії І. П. Павлова його співробітники [2, 4, 16, 17]. Вони встановили, що як на умовний подразник, так і під час слідової паузи розвивається процес внутрішнього гальмування, який наприкінці слідової паузи змінюється процесом збудження.

Слід відзначити, що всі дослідження слідових умовних рефлексів (за винятком праці Піменова [17]) були проведені шляхом утворення збіжних умовних рефлексів через відставлені і запізнюючі в слідові, а не шляхом безпосереднього їх виникнення на слід подразника.

Дослідженнями А. П. Ковтуна [5, 6] була показана можливість безпосереднього утворення рухово-захисних умовних слідових рефлексів.

В наших раніше опублікованих працях [3, 7], проведених шляхом зіставлення ЕЕГ з викликаними потенціалами і умовнорефлекторною реакцією, було встановлено, що при слідовому рухово-захисному умовному рефлексі, виробленому на звук електричного дзвоника 55 дБ в слуховому аналізаторі, процес гальмування розвивається лише під час дії умовного подразника; в паузі ж слідового рефлексу розвивається збудження певного ступеня.

В зв'язку з цим цікаво було простежити: чи є процеси, що розвиваються при слідовому умовному рефлексі, локальними, чи вони захоплюють і інші аналізатори?

Як показник функціонального стану було використано збудливість окремих аналізаторів на безпосереднє подразнення кори електричним струмом.

Ми досліджували стан збудливості слухового, рухового і зорового аналізаторів визначенням порогів збудливості при слідовому рухово-захисному умовному рефлексі, утвореному безпосередньо.

Методика досліджень

Досліди проводили на трьох собаках з хронічно вживленими електродами за методом Р. Н. Лур'є і Л. Г. Трофімова [11] в слухову, рухову і зорову ділянки кори головного мозку.

Рівень збудливості визначали шляхом прямого подразнення кори головного мозку електричним струмом. В основу цього методу покладений методичний прийом, описаний в літературі А. Б. Коганом [8, 9]. Проте в наших дослідах ми дещо змінили цю методику. Був спеціально сконструйований стимулятор з імпульсами постійного струму, які, за даними Лілі і співавторів [20], не пошкоджують клітин мозку.

Форму, величину імпульсів контролювали катодним осцилографом. Вимірювали силу подразнюючого струму. Подразнення кори провадили через вживлені електроди біполярно.

Показником порога служила та мінімальна сила струму, яка здатна була викликати рухову реакцію тварини, і цю силу струму приймали за показник, обернено пропорційний збудливості. Рухову реакцію реєстрували візуально і графічно. Для кожної тварини рухова реакція була характерна, найчастіше вона виявлялась у вигляді підняття і повернення голови, крім того проявлялась загальнорухова реакція. В першій серії дослідів визначали вихідну величину збудливості до вироблення слідового умовного рефлексу в слуховому, руховому і зоровому аналізаторах. Потім виробляли чотирьохвилинний слідовий рухово-захисний умовний рефлекс безпосереднім шляхом так: електричний дзвоник 55 дБ звучав на протязі однієї хвилини, потім наставала чотирьохвилинна пауза, в кінці якої застосовували безумовне підкріплення лівої задньої лапи індукційним струмом, потужність якого ледве перевищувала порогову.

Коли умовний слідовий рефлекс був вироблений, дослід вели в такому порядку: собаку поміщали в камеру для вивчення умовних рефлексів, налагоджували реєстрацію, потім тварину залишали на 15—20 хв, далі визначали поріг збудливості до включення умовного подразника, на фоні звучання умовного подразника і в різні проміжки на першій, другій, третій, четвертій хвилинах слідової паузи.

Рухову реакцію і дихальні рухи реєстрували на стрічці кімографа з допомогою пневматичної передачі.

Всього було поставлено 200 дослідів.

Результати досліджень

Дослідження збудливості до вироблення слідового рухово-захисного умовного рефлексу були проведені на двох собаках.

До вироблення слідового рухово-захисного умовного рефлексу збудливість у слуховому і руховому аналізаторах не відрізнялась (таблиця). В зоровому аналізаторі збудливість була трохи зниженою.

Після визначення порогів збудливості приступили до вироблення рухово-захисного слідового умовного рефлексу.

Кличка собаки	Аналізатори		
	руховий	слуховий	зоровий
Дружок	0,4	0,4	0,5
Лис	0,3	0,3	0,6

Вироблення слідового рефлексу у собак відбувалось по-різному. У собаки Дружка вперше рефлекс проявився на п'ятому сполученні. Потім протягом тривалого часу рефлекс був генералізований і чітко став проявлятися із 76-го сполучення.

У собаки Лиса рефлекс вироблявся ще повільніше і потрібна була велика кількість сполучень, майже 100, для того, щоб рефлекс проявився чітко.

Коли рефлекс був вироблений, тобто рухова умовна реакція проявлялась наприкінці четвертої хвилини паузи (рис. 1, I), і у собаки Дружка рефлекс проявлявся у 80%, у Лиса у 60% спроб, приступали до визначення порогів збудливості на фоні виробленого рефлексу.

Щоразу на початку досліду визначали поріг до застосування умовного подразника. В міру збільшення кількості сполучень і усталення рефлексу ми спостерігали зміни поведінки тварин: собаки, які до цього були неспокійними, ставали спокійнішими, зменшувалась загальнорухова і орієнтувальна реакції. Дослідження збудливості в цей період до включення умовного подразника вказує на зниження збудливості у всіх досліджуваних пунктах кори (рис. 1, II, III, 2).

При міцно виробленому слідовому умовному рефлексі в період дії умовного подразника спостерігається різке зниження збудливості (підвищення порогів прямого подразнення) в слуховому і руховому аналізаторах і незначне зниження в зоровому аналізаторі (рис. 1, II, III, P).

Починаючи з першої хвилини паузи, збудливість підвищується як в слуховому, так і в руховому аналізаторах, особливо наприкінці чет-

вертої хвилини паузи, то норефлекторного підняття. В зоровому ж аналізаторі збудливість (підвищення порогів) чим ближче до кінця чет-

Рис. 1. Зміни збудливості рухового і зорового аналізатора до вироблення слідового рухово-захисного умовного рефлексу.

I — кімограма слідового умовного рефлексу, 2 — запис умовного подразника, 3 — відмітка умовного подразника, 4 — відмітка часу. I — фіксований поріг викликання рухової реакції; по горизонталі — періоди збудливості до вироблення слідового умовного рефлексу, 2 — дослідження до включення умовного подразника при виробленому рефлексі; P — умовний подразник; ПЗ, П4 — паузи слідового рефлексу; слухова, чотирикутник — рух зорова ділянки кори.

У собаки Рижка збудливість до вироблення слідового рефлексу. Становлення рефлексу. Слід відзначити, що, починаючи з першої хвилини паузи, збудливість (підвищення порогів) чим ближче до кінця чет-

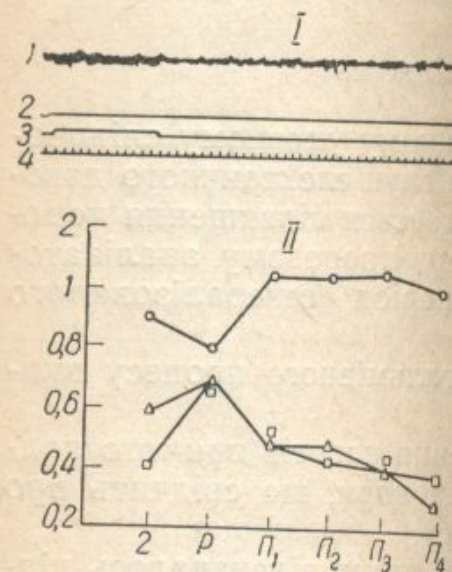


Рис. 2. Зміни збудливості аналізаторів при чіткому виробленні умовного рефлексу:

I — кімограма слідового умовного рефлексу, 2 — запис умовного подразника, 3 — відмітка умовного подразника, 4 — відмітка часу. I — фіксований поріг викликання рухової реакції; по горизонталі — періоди збудливості до вироблення слідового умовного рефлексу, 2 — дослідження до включення умовного подразника при виробленому рефлексі; P — умовний подразник; ПЗ, П4 — паузи слідового рефлексу; слухова, чотирикутник — рух зорова ділянки кори.

німав протилежну лапу і (підняв) почав, нарешті, підняти лапу.

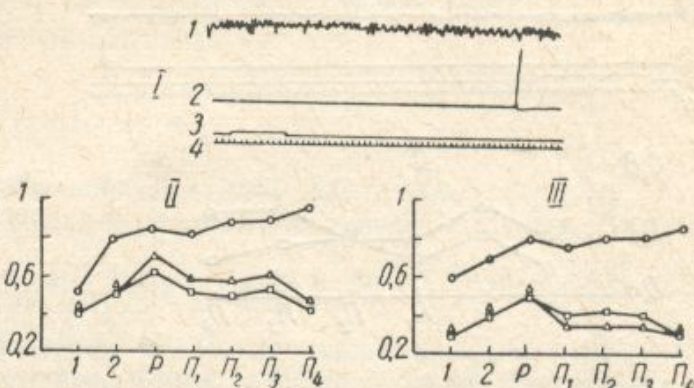
Оскільки з літератури відомо, що при виробленні умовного рефлексу значення порогів збудливості змінюються. Незважаючи на це, нам не вдалося виразити збудливості в координатах вираженого рефлексу. Все ж таки приблизно в 30% спроб збудливість підвищувалась зано на рис. 2, I; в цьому випадку збудливість змінювалась так, як і у двох попередніх дослідах.

вертої хвилини паузи, тобто до часу безумовного підкріплення або умовнорефлекторного підняття кінцівки (рис. 1, II, III, П1, П2, П3, П4).

В зоровому ж аналізаторі в цей період спостерігається зниження збудливості (підвищення порогів прямого подразнення) і тим більше, чим ближче до кінця четвертої хвилини паузи (гр. I, II, П1, П2, П3, П4).

Рис. 1. Зміни збудливості рухового, слухового і зорового аналізаторів при слідовому рухово-захисному умовному рефлексі.

I — кімограма слідового умовного рефлексу: 1 — запис дихання, 2 — запис умовної рухової реакції, 3 — відмітка умовного і безумовного подразників, 4 — відмітка часу. II—III — графіки змін порогів прямого подразнення: по вертикалі — поріг викликання рухової реакції в ма; по горизонталі — періоди дослідження порогів прямого подразнення. 1 — дослідження до вироблення слідового умовного рефлексу, 2 — дослідження до включення умовного подразника при виробленому умовному рефлексі; Р — умовний подразник, П1, П2, П3, П4 — паузи слідового рефлексу. Трикутник — слухова, чотирикутник — рухова, коло — зорова ділянки кори.



У собаки Рижка збудливість визначали одночасно з виробленням рефлексу. Становлення рефлексу відбувалось дуже повільно, причому слід відзначити, що, починаючи з 15-го сполучення, собака уперто під-

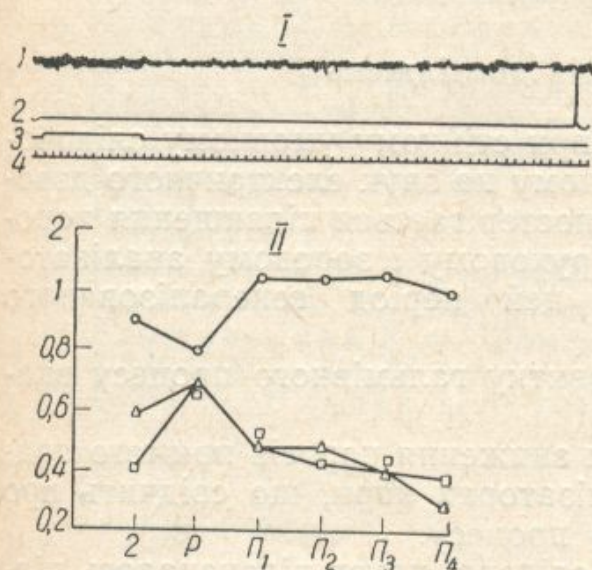


Рис. 2. Зміни збудливості різних аналізаторів при чіткому прояві рефлексу:

I — кімограма слідового рефлексу, II — графік зміни порогів прямого подразнення. Позначення такі самі, як і на рис. 1.

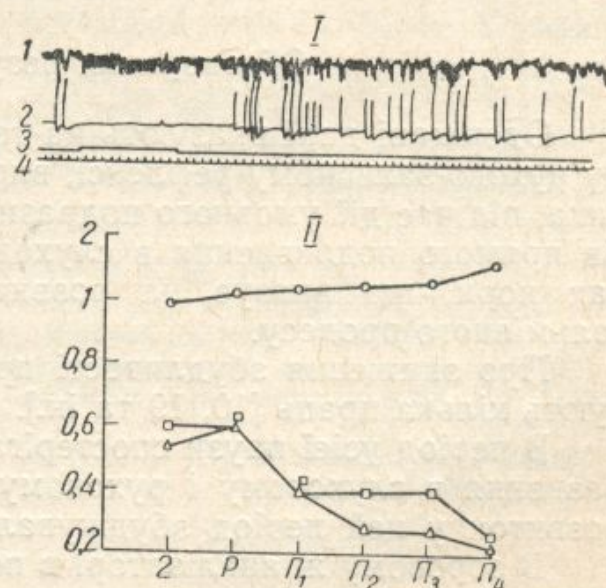


Рис. 3. Зміни збудливості різних аналізаторів при генералізованому слідовому умовному рефлексі.

Позначення такі самі, як на рис. 1 і 2.

німав протилежну лапу і лише через тривалий час (близько 120 сполучень) почав, нарешті, піднімати ту лапу, на яку вироблявся рефлекс.

Оскільки з літератури [14] відомо, що подразнення кори утруднює вироблення умовного рефлексу, ми вирішили тимчасово припинити визначення порогів збудливості і продовжувати вироблення рефлексу. Незважаючи на це, нам не вдалося домогтися появи у цього собаки чітко вираженого рефлексу. Рефлекс був нечіткий, генералізований, але все ж таки приблизно в 30% спроб рефлекс проявлявся чітко, як показано на рис. 2, I; в цьому випадку порогові прямого подразнення змінювались так, як і у двох попередніх собак, тобто на умовний подразник

2. При виробленому слідовому рухово-захисному умовному рефлексі під час дії умовного подразника, в слуховому і руховому аналізаторах відзначається підвищення порогів прямого подразнення, що вказує на розвиток гальмівного процесу.

3. В паузі слідового рефлексу різко знижуються пороги прямого подразнення, що вказує на розвиток у цей період процесу збудження в слуховому і руховому аналізаторах.

4. В зоровому аналізаторі в період слідової паузи розвивається процес гальмування за типом взаємної індукції.

Література

1. Гасанов У. Г.— Журн. высшей нервной деят., 1965, XV, 2, 295.
2. Гросман Ф. С.— Материалы к физиол. следовых условных слюнных рефлексов. Дисс., СПб., 1909.
3. Гмыря-Нови В. А., Ковтун А. П., Лукьянова О. Н., Васечко Т. В.— Журн. высшей нервной деят., 1962, XII, 4, 670.
4. Добровольский В. М.— О пищевых следовых рефлексах. Дисс., СПб., 1911.
5. Ковтун А. П.— Тези допов. I конфер. молод. вчених Київськ. т-ва фізіол., К., 1957.
6. Ковтун А. П.— Вопросы физиол. процессов утомления и восстановления, К., 1958, 227.
7. Ковтун А. П., Гмыря-Нови В. А., Васечко Т. В., Лукьянова О. Н.— Журн. высшей нервной деят., 1963, XIII, 4, 687.
8. Коган А. Б.— Методика хронического вживления электродов для отведения потенциалов и раздражения мозга, М., 1952.
9. Коган А. Б.— Физиол. журн., СССР, 1960, XLVI, 2, 251.
10. Лемкуль Р. А., Нейфельд А. П., Краснокутская В. П.— X съезд Всесоюз. физиол. об-ва, 1964, II, в. 2, 18.
11. Лурье Р. Н., Трофимов Л. Г.— Физиол. журн. СССР, 1956, XLII, 4, 348.
12. Николаева Н. И.— Физиол. журн. СССР, 1955, XLI, 1, 19.
13. Николаева Н. И.— Физиол. журн. СССР, 1960, XLVI, II, 1366.
14. Овакимян Р. Р., Петровская Н. И.— X съезд Всесоюз. физиол. об-ва, 1964, II, 2, 140.
15. Павлов И. П.— Полное собр. соч., 1951, I, 199.
16. Павлова В. И.— Труды об-ва русских врачей. СПб., 1914, 81.
17. Пименов П. П.— Особая группа условных рефлексов. Дисс. СПб., 1900.
18. Романовская Е. А.— Электрофизиол. нервной системы, 1963, 325.
19. Романовская Е. А.— X съезд Всесоюз. физиол. об-ва, 1964, II, 2, 229.
20. Lilly J., Huqnes J., Alyord E., Galkin Th.— Science, 1955, 121, 3144, 468.

Надійшла до редакції
15.I 1966 р.

Характеристика возбудимости различных анализаторов при следовом двигательном-оборонительном условном рефлексе

Т. В. Васечко

Лаборатория высшей нервной деятельности Института физиологии
им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

Резюме

У собак в хроническом эксперименте с вживленными электродами в слуховую, двигательную и зрительную области коры изучали их возбудимость путем определения порогов на непосредственное раздражение коры электрическим током.

Возбудимость исследовали до выработки следового рефлекса и на фоне прочно выработанного условного следового рефлекса.

До выработки рефлекса возбудимость во всех исследованных анализаторах существенно не различалась. При прочно выработанном следовом рефлексе во время

действия условного раздражителя возбудимость резко снижалась в слуховом и двигательном анализаторах. В паузе следового рефлекса в этих анализаторах возбудимость особенно повышалась к концу следовой паузы.

В зрительном же анализаторе в этот период возбудимость понижается и особенно четко к концу следовой паузы.

Excitability Characteristics of Various Analysors in the Trace Motor-defensive Conditioned Reflex

T. V. Vasechko

Laboratory of higher nervous activity of the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

Summary

The author studied the excitability of dogs in a chronic experiment with implanted electrodes in the auditory, motor and visual regions of the cortex by determining the thresholds to direct stimulation of the cortex with electric current.

Excitability was investigated before the trace reflex was developed against the background of a firmly developed trace conditioned reflex.

Before the reflex is developed there are no essential differences in the excitation in all of the investigated analysors. With a firmly developed trace reflex during the action of the conditioned stimulus the excitation is sharply reduced in the auditory and motor analysors. In the pause of the trace reflex in these analysors excitation is particularly elevated towards the end of the trace pause.

In the visual analyzor excitability is diminished during this period, and the reduction is especially pronounced by the end of the trace pause.

Екстрапірамідна рух механізмом координації системи на спинний мозковий шлях, а тому для розуміння нейронної діяльності необхідно визначити характер впливу цього ядра на спинний мозок. Відомо, що імпульси електричного подразнення поперекового відділу спинного мозку мають характеру. Це вказує на спінальної імпульсації з функцією, але їх точне лікування руброспінальної турі нема електрофізіологічного тракту. Морфологічними дослідженнями у поперековий відділ спинного мозку в білій речовині електродних досліджень дії, швидкість нервового проведення, тощо.

Досліди провадилися на нембуталовим наркозом (45 мг/кг). Послідовність підготовки: розрізати поперекового каналу в його поперекового відділу досліджень, трепанувати червоне ядро за координатами стимулів тривалістю 0,1 мсек. А досліді перерізували піраміди на шляху низхідної імпульсації піраміди. Електричну активність реєстрували мікроелектродами, заповненими електролітом. Такі електроди, через відносну активність, не реєструючи розрядів, здійснювали через кожні 200 мс в дорсо-вентральному напрямку.