

УДК 612.833.81+591.51:612.822

Ж. А. Крученко

СООТНОШЕНИЕ ФАЗ НЕЙРОННЫХ РЕАКЦИЙ С УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНЫМ ДВИЖЕНИЕМ

Выяснению нейронных механизмов образования временных связей посвящено большое количество исследований. Обстоятельный анализ их результатов дан в ряде обзорных работ [2, 6, 7, 13]. Однако еще многие вопросы этой сложной проблемы до сих пор остаются не решенными. В частности, это касается выяснения соотношений между вырабатываемыми в процессе образования условного рефлекса нейронными и поведенческими реакциями, которые, за некоторым исключением [9, 12, 13], почти не описаны.

В настоящее время уже известно [9, 13], что условнорефлекторная нейронная реакция состоит из нескольких фаз, каждая из которых, вероятно, может иметь самостоятельное функциональное значение. Сопоставление особенностей становления этих фаз нейронных реакций в различных корковых зонах, участвующих в образовании условного рефлекса, с поведенческой условной реакцией является важным моментом в анализе явлений, имеющих отношение к замыканию временных связей.

Принимая во внимание особенности структурно-функциональной организации второй соматосенсорной зоны коры кошки, на нейронах которой конвергируют раздражения различной сенсорной модальности, чему придается особое значение в механизмах образования условнорефлекторных связей, нами была поставлена задача исследовать характер становления отдельных фаз нейронных реакций этой области коры в сопоставлении с условнорефлекторной двигательной реакцией при выработке оборонительного условного рефлекса.

Методика исследований

Опыты проведены на бодрствующих кошках. За два-три дня до начала выработки условного оборонительного рефлекса под нембуталовым наркозом производили скальпирование черепа и крепили приспособление, позволяющее во время эксперимента фиксировать голову животного. Одновременно просверливали трепанационное отверстие над местом проекции зоны С2. Выработку условного рефлекса осуществляли параллельно с отведением импульсной активности нейронов второй соматосенсорной зоны коры. В первом варианте исследований условным стимулом служила серия звуковых щелчков с частотой 100/с, длящаяся 1000 мс, подкреплением — одиночное электрокожное раздражение передней конечности, которое наносили на 900 мс действия условного сигнала. Для более точного анализа следовых реакций, возникающих на фоне действия условного сигнала, во втором варианте продолжительность условного раздражителя была сокращена до 100 мс, и через 1 с после окончания его действия следовало электрокожное раздражение (ЭКР) конечности. Сочетания подавали в нерегулярном ритме с интервалом 1,5—3 мин. Критерием выработки условного оборонительного рефлекса служило локальное движение раздражаемой конечности на условный сигнал. Импульсную активность нейронов отводили внеклеточно с помощью стеклянных микроэлектродов, заполненных 4 М раствором NaCl. Нейронную активность записывали на магнитную ленту, а также с помощью формирователя стандартных сигналов — на бумажную ленту самописца. Движения конечности регистрировали с помощью пьезодатчика и записывали на самописце. Нейронные реакции оценивали по гистограммам, в которых суммировали пять последовательных реализаций; анализировали отрезки осциллограмм за 4 с: 1 с до и 3 с — после начала звукового раздражения. В процессе образования условного рефлекса участие нейрона в реакциях подвергалось изменению, обнаруживая формирование отдельных фаз ответов на условный сигнал: фа-

за начального ответа, проявляющаяся в первые 50 мс после начала звукового раздражения, ранние следовые реакции, к которым причислены реакции, возникающие в интервале 50—500 мс и поздние следовые реакции, наблюдаемые в последующие 500 мс действия звукового сигнала (или в этом интервале при сокращенном звуковом раздражении). Нам казалось целесообразным при количественной характеристике фазных реакций объединить отдельные реализации импульсных реакций в зависимости от выявляемости фаз, а не от принадлежности их к тому или иному нейрону. Поэтому соотношения различных типов реакций, приведенные в таблице, рассчитаны по отношению к количеству реализаций.

В работе представлен анализ 267 нейронов, из них у 196 нейронов — в процессе выработки условного рефлекса и реакции 71 нейрона исследованы на действие индифферентных звуковых раздражителей, которые впоследствии становятся условным сигналом.

Результаты исследований

При исследовании реакций 35 нейронов на серию звуковых щелчков, (100 имп/с, длящуюся 1000 мс) установлено, что в 41,4 % реализаций реакция отсутствовала, в 14,9 % наблюдали коротколатентное фазное учащение разрядов, в 27,6 % случаев проявлялись ранние и в 16,1 % поздние следовые реакции (см. таблицу).

Проявляемость различных фаз реакций нейронов на индифферентные и условные раздражения

Фазы реакции	Звук, 1000 мс		Звук, 100 мс		Звук условный, 1000 мс		Звук условный, 100 мс	
	индифферентный	условный	индифферентный	условный	есть рефлекс	нет рефлекса	есть рефлекс	нет рефлекса
	Количество реализаций, в %				Количество реализаций, в %			
Начальный ответ	14,9	24,5	19,4	25,5	24,9	24,1	20,4	28,1
Ранние следовые реакции	27,6	45,1	19,4	40,4	42,6	49,4	45,4	37,7
Поздние следовые реакции	16,1	24,4	14,0	19,6	28,6	16,1	22,7	18,0
Реакции отсутствовали	41,4	6,0	47,2	14,5	3,9	10,4	11,5	16,2
	100 (87)	100 (244)	100 (36)	100 (255)	100 (157)	100 (87)	100 (88)	100 (167)

Примечание. В скобках указано количество суммированных по пяти реализаций, принятых за 100 %.

На 36 нейронах прослежены особенности реакций нейронов на индифферентный звуковой раздражитель 100 имп/с длительностью 100 мс. И на это раздражение, так же как и на звук 1000 мс, почти половина нейронов не реагировала. В ответ на звук 100 мс в равном числе случаев отмечались реакции с начальным повышением импульсной активности в период действия звука и ранние следовые реакции. Еще меньше реализаций, в которых бы наблюдалось увеличение частоты разрядов в поздний следовой период.

В процессе выработки оборонительного условного рефлекса, при продолжительной регистрации активности одного нейрона, когда животному предъявляли 30—40 сочетаний условного и безусловного раздражений, можно было наблюдать изменение этих реакций (рис. 1, А). На рисунке видно, что ответ нейрона на индифферентный звуковой сигнал выражается незначительным повышением импульсации в первую

половину его действия (гистограмма 1). Значительное увеличение активности нейрона наблюдается к 16—20 сочетанию в первые 50 мс после начала действия условного сигнала. К моменту появления условнорефлекторных движений (36—40 сочетания на гистограмме 10) появляются более поздние следовые реакции.

В динамике условнорефлекторных нейронных реакций на условный раздражитель 100 мс наблюдалась такая же закономерность, как и при условном сигнале длительностью 1000 мс: увеличение по мере сочета-

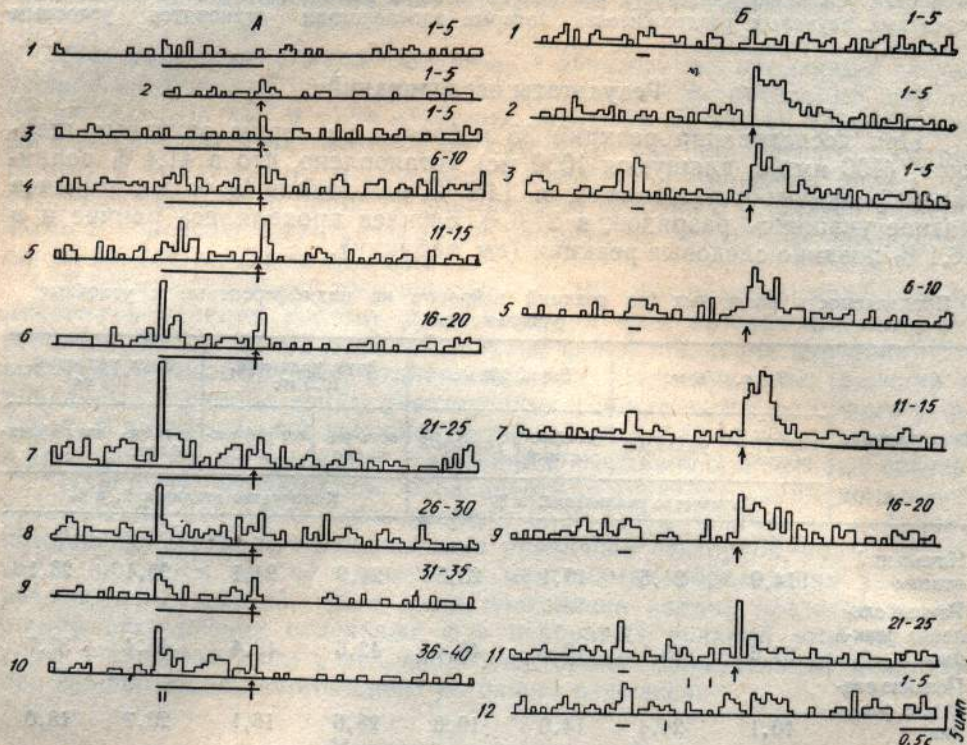


Рис. 1. Динамика условнорефлекторных нейронных реакций на длительное (А) и короткое (Б) звуковое условное раздражение.

Стрелка — момент нанесения электрокожного раздражения; горизонтальная линия под гистограммами — условное раздражение; вертикальные черточки — начало условнорефлекторной двигательной реакции; цифры справа — номера сочетаний или изолированных предъявлений звука и электрокожного раздражений; цифры слева — номера гистограмм; один бин гистограммы — 50 мс.

ний начального ответа и возникновение ранних и поздних следовых реакций (рис. 1, Б). Видно, что до сочетаний нейрон почти не реагирует на звук, тогда как на ЭКР — интенсивная реакция (гистограммы 1, 2). Но уже после пяти совместных предъявлений звука и ЭКР проявляется начальный ответ, совпадающий по времени с условным сигналом. Отчетливая начальная реакция наблюдалась к 21—25 сочетанию (гистограмма 7). На последней гистограмме, построенной при суммировании пяти реализаций ответов нейрона на условный сигнал без подкрепления ЭКР, четко виден начальный ответ и поздняя следовая реакция, начавшаяся на 100 мс раньше времени, соответствующему отмененному ЭКР, и длящаяся столько же, сколько и при электрокожном подкреплении.

При выработке рефлекса на звук длительностью 1000 мс наблюдалось большее разнообразие форм условнорефлекторных нейронных реакций, чем на звук 100 мс. Однако, как в первом, так и во втором случае

в соответствии с данными, полученными другими авторами, направление перестройки нейронной активности определялось, в основном, характером реакции на подкрепляющий стимул. На рис. 2, А представлен пример нейрона, реагировавшего на условный раздражитель при слабо упроченном рефлексе длительным повышением импульсной активности, а на ЭКР — торможением. По мере выработки условнорефлекторной двигательной реакции (гистограмма 2) ответ нейрона изменился в соответствии с характером реакции на ЭКР: после кратковременного

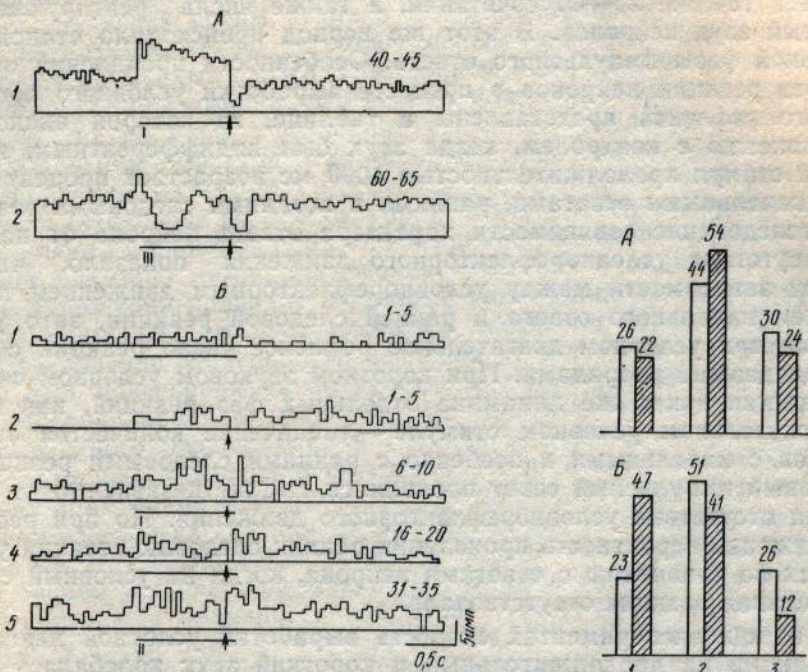


Рис. 2. Изменение направленности реакции на условное и безусловное раздражения при образовании условного рефлекса.

А — тип изменения направленности реакции на условный раздражитель; Б — то же — на условный и безусловный раздражители. Остальные обозначения см. рис. 1.

Рис. 3. Соотношение различных фаз нейронных реакций и латентных периодов условного двигательного оборонительного рефлекса в ответ на продолжительный (А) и короткий (Б) условный стимул.

Белые столбики — нейронные реакции, заштрихованные — условнорефлекторные двигательные реакции, цифры над столбиками — проценты; 1 — % реакций в начальный период (первые 50 мс после начала действия условного сигнала), 2 — % реакций в интервале 100—500 мс; 3 — % реакций в интервале 600—1000 мс.

усиления активности проявилась тормозная фаза. В процессе выработки условного рефлекса в зоне С2 преимущественно наблюдались нейронные реакции активации. Интересно, что в ходе образования условного рефлекса отмечались изменения не только на условное раздражение, но и на безусловное (рис. 2, Б). Например, в ходе выработки условного рефлекса исходная тормозная реакция на ЭКР изменила направленность. В контроле ЭКР вызывало торможение импульсной активности в течение 150 мс (гистограмма 2). В первых 10 сочетаниях характер начального ответа на подкрепляющий стимул почти не менялся, лишь отмечалось усиление интенсивности ответа после тормозной паузы. По ходу дальнейших сочетаний длительность торможения уменьшилась до 50 мс, а на 31—35 сочетаниях в ответ на ЭКР возникла отчетливая возбуждательная реакция. В процессе сочетаний также

менялся характер ответа и на условный сигнал: увеличивался уровень импульсации по сравнению с исходной реакцией на звук и менялась конфигурация ответа, в котором можно выделить начальный фазный компонент, короткий период угнетения импульсной активности и более поздние следовые реакции.

В начальной стадии выработки условного рефлекса отмечалось значительное возрастание импульсной активности как на условный и безусловный стимулы, так и в межстимульный период, которое сохранялось в течение 20—30 сочетаний, а также числа реагирующих на условный звук нейронов. В этот же период происходило становление начальной фазы импульсного ответа. Особенности проявления отдельных фаз реакции нейронов в процессе выработки условного оборонительного рефлекса представлены в таблице, из которой видно, что по сравнению с контролем, когда звук был индифферентным, на условный стимул продолжительностью 1000 мс возрастает процент реакций с начальными ответами, ранними и поздними следовыми реакциями. Исследование зависимости характера ответа нейрона от наличия или отсутствия условнорефлекторного движения показало, что нет жесткой зависимости между условнорефлекторным движением и проявлением начального ответа и ранней следовой реакции, зато увеличивается при условном двигательном рефлексе число реакций с поздними следовыми разрядами. При коротком звуковом условном сигнале наблюдается такая же динамика отдельных фаз реакций, как и при продолжительном условном стимуле — увеличение количества ответов нейронов с начальными и особенно с ранними следовыми реакциями. Начальный импульсный ответ проявлялся так же независимо от наличия или отсутствия условнорефлекторного движения. Но при реализации движения вероятность проявления ранних следовых реакций увеличивается по сравнению с ответами нейрона, когда на условный сигнал двигательная реакция отсутствовала.

В наших экспериментах скорость выработки условной двигательной реакции на продолжительный и короткий звук колебалась в интервале 20—50 сочетаний. Начало условнорефлекторного движения приходилось на первую половину действия сигнала (или интервала между сигналом и подкреплением). Большая часть условнорефлекторных двигательных реакций осуществлялась в первые 100—150 мс (рис. 3). Отличия в скрытых периодах двигательной реакции на продолжительный и короткий условный сигнал состояли в том, что на звук 100 мс в половине случаев наблюдалась коротколатентная двигательная реакция; часть из них была типа «вздрагивания», со скрытым периодом 20—30 мс. При продолжительном условном раздражении только в 22 % случаев наблюдались такие реакции, и в два раза по сравнению с коротким сигналом увеличилось число движений, проявляющихся во вторую половину действия условного стимула, хотя по сравнению с ранними движениями их процент также невелик. Сопоставление отдельных фаз нейронных реакций и приходящихся на эти временные интервалы скрытых периодов условных двигательных реакций показало наибольшее соответствие между началом условнорефлекторного движения и ранними следовыми реакциями (рис. 3, А, Б, 2). Коротколатентные двигательные реакции, по-видимому, не зависят от начальных ответов, так как их процент не меняется в зависимости от увеличения числа реализаций с наличием условнорефлекторной двигательной реакции (см. таблицу), а также в силу того, что начальные ответы возникают на ранних стадиях выработки рефлекса, когда условнорефлекторное движение еще не проявляется.

Обсуждение результатов исследований

Исследования показали, что в зоне С2 имеется значительное количество нейронов, реагирующих на звуковые раздражения. Наличие в головном мозге нейронов, на которых конвергируют возбуждения различной сенсорной модальности, как полагают [1, 5, 7, 11], является основой замыкания временных связей. Благодаря такой особенности нервных клеток обеспечиваются компенсаторные функции нервной системы, а также приспособление организма к меняющимся условиям окружающей среды. Однако исходная полисенсорность является одним из возможных, но не единственным условием, обеспечивающим замыкание временных связей. Полученные нами данные в соответствии с другими [3] показывают, что нейрон может приобретать полисенсорные свойства по мере образования условного рефлекса, возможно, за счет увеличения эффективности синаптических входов. С другой стороны, у нейронов, на которых исходно обнаруживается конвергенция синаптических входов, не всегда происходят пластические перестройки их активности в процессе образования временной связи.

Как показано нами, применение сочетаний условного и безусловного раздражений приводит к резкому увеличению числа реагирующих на звук нейронов, которые в зоне С2 достигают более 80 %. Причем, такое увеличение реактивности нейронов не может быть отнесено только за счет повышения их возбудимости. Проведенные нами опыты с псевдообуславливанием показали, что при предъявлении звукового и электрокожного раздражений в случайном порядке количество реагирующих на звук нейронов и интенсивность их ответа значительно ниже, чем при применении сочетанных раздражений. Отмечено, что выработка условного рефлекса связана со специфическим изменением центрального тонуса [6]. Нами также выявлен определенный период в процессе образования условного рефлекса (10—35 сочетаний), когда резко повышается фоновая активность нейронов и интенсивность ответа на условный и подкрепляющий раздражения. Однако по мере упрочения поведенческой реакции это явление исчезает, а количество реагирующих на условный сигнал нейронов даже несколько уменьшается, что некоторые авторы связывают с концентрацией возбуждения [4].

Ряд авторов [8, 13] выделяют в реакциях нейрона на условный сигнал фазы, отражающие ее различные временные характеристики, в которых наиболее четко проявляются изменения активности, связанные с выработкой и осуществлением условного рефлекса. Так, показано [9], что самыми существенными являются условнорефлекторные перестройки нейронной активности, проявляющиеся в динамике следовых реакций. По нашим данным, такие перестройки в зоне С2 состояли в значительном возрастании количества нейронов, у которых наблюдалась пластичность ранних следовых реакций. Помимо этого изменения активности нейронов в процессе выработки условного рефлекса проявлялись в возникновении или усилении начального ответа на условное звуковое раздражение. Возможно, что этот факт указывает на перераспределение части афферентного потока, идущего к области коркового представительства условного раздражения, в сторону представительства подкрепляющего, т. к. по мере образования рефлекса ранее «индифферентный» звуковой сигнал приобретает конкретный биологический смысл, характерный для подкрепляющего раздражения.

По всей вероятности, начальные ответы нейронов на условный сигнал не связаны с поведенческой условнорефлекторной реакцией, т. к. они наблюдаются и в тех случаях, когда условнорефлекторное движение

отсутствует. Нам представляется, что условнорефлекторное движение может быть связано с ранними следовыми реакциями ввиду того, что в этот временной интервал отмечалось наибольшее совпадение в их взаимном проявлении.

В наших опытах, когда условным сигналом служила короткая серия звуковых щелчков (100 мс), более чем в 50 % случаев проявлялись условнорефлекторные двигательные реакции с очень коротким скрытым периодом (20—30 мс). По этому поводу высказывалось предположение [10], что такие движения могут осуществляться без участия коры головного мозга.

Выводы

1. Перестройки нейронной активности зоны С2 в процессе выработки условного рефлекса проявлялись в появлении или усилении начальных ответов, ранних и поздних следовых реакций.
2. Наибольшее соответствие между условнорефлекторными двигательными и нейронными реакциями отмечалось в ранний следовой период.
3. Условнорефлекторная реакция типа вздрагивания на звук длительностью 100 мс возникала в два раза чаще, чем на звук 1000 мс. В то же время выраженность реакций нейронов зоны С2 на короткий стимул значительно ниже, чем на продолжительный.

Zh. A. Kruchenko

INTERRELATION OF THE NEURONAL RESPONSE PHASES WITH A CONDITIONED MOTOR RESPONSE

Summary

Dynamics of the somatosensory secondary cortex neuronal responses and their correlation with the latent period of a conditioned motor response during formation of a conditioned defence reflex were studied in chronic experiments on cats. Most essential changes in neuronal activity were observed in the initial and early trace periods after the conditioned stimulus switching on. The highest conformity between the conditioned motor response and the neuronal responses was observed in early trace period. The conditioned startle-type reaction to a short sound (100 ms) appeared twice as often as to a long signal (1000 ms). At the same time the conditioned reactions of the С2 neurons to the short stimulus was much less pronounced than to the long one.

Department of Physiology of Higher Nervous Activity,
A. A. Bogomoletz Institute of Physiology,
Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

Список литературы

1. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина. 547 с.
2. Василевский Н. Н. Нейрональные механизмы коры больших полушарий. М.: Медицина, 1968. 240 с.
3. Воронин Л. Л., Кожедуб Р. Г. Анализ изменений постсинаптических потенциалов на клеточном аналоге условного рефлекса.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1971, 21, № 5, с. 997—1001.
4. Коган А. Б. Нейрофизиологические проявления запоминания как процесса и памятного следа как состояния: Тез. докл. 4-ой Всесоюз. конф. «Память и следовые процессы». Пушкино-на-Оке, 1979, с. 7—8.
5. Котляр Б. И. Микроэлектродные исследования условнорефлекторных реакций.— В кн.: Нейронные механизмы обучения. М., 1970, с. 25—46.
6. Котляр Б. И. Механизмы формирования временной связи. М.: Изд-во МГУ, 1977. 268 с.

7. Рабинович М. Я. Замыкательная функция мозга (нейронные механизмы). М.: Медицина, 1975. 248 с.
8. Сторожук В. М., Семенюк Е. Ф. Участие нейронов соматосенсорной и двигательной коры в оборонительном условном рефлексе.— В кн.: Материалы 25 Совещ. по пробл. высш. нерв. деятельности. Л., 1977, вып. 1, с. 67—69.
9. Сторожук В. М., Семенюк Е. Ф. Динамика нейронных реакций в процессе выработки условного оборонительного рефлекса на звук.— *Нейрофизиология*, 1978, **10**, № 4, с. 339—347.
10. Сторожук В. М., Семенюк Е. Ф. Особенности реакций нейронов соматической коры при оборонительном условном рефлексе на звук.— В кн.: Современные проблемы общей физиологии возбудимых образований. Киев, 1978, с. 165—172.
11. Фессар А. Анализ замыкания временных связей на уровне нейронов.— В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962, с. 147—153.
12. Швырков В. Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука, 1978. 240 с.
13. Шульгина Г. И. Биоэлектрическая активность головного мозга и условный рефлекс. М.: Наука, 1978. 231 с.
14. Buresova O., Bures Y. Classical conditioning and reticular units.— *Acta physiol. Acad. sci. hung.*, 1965, **26**, N 2, p. 53—59.

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

Поступила в редакцию
28.V 1980 г.