Доклады Академии наук СССР
1955. Том 104, № 1

ФИЗИОЛОГИЯ

Г. Т. САХИУЛИНА

ИЗМЕНЕНИЯ В ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАММЕ СОБАК В ПРОЦЕССЕ ОБРАЗОВАНИЯ И УПРОЧНЕНИЯ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

(Представлено академиком Л. А. Орбели 19 IV 1955)

Несмотря на то, что природа электрических колебаний, которые находят свое отражение в электроэнцефалограмме (Э. Э. Г.), остается еще далеко не ясной, нельзя недооценить попытку целого ряда исследователей найти в электроэнцефалограмме отражение динамики нервных процессов, связанных с условно-рефлекторной деятельностью. Можно было надеяться, что изучение условно-рефлекторной деятельности по классической павловской методике с одновременной регистрацией электрической активности различных областей коры головного мозга поможет открыть новые, неизвестные ранее, интимные стороны закономерностей, характеризующих процесс образования и функционирования условного рефлекса. Вместе с тем, такое исследование могло бы содействовать уяснению некоторых сторон самой энцефалограммы.

Исследования, проведенные в этом направлении ([1–6], [8], [9]), уже показали, что при образовании условного рефлекса наблюдаются определенные изменения в электрической активности коры больших полушарий головного мозга. Но указанные работы проводились либо на человеке, для которого образование условного рефлекса является сравнительно легкой задачей (иногда для его образования достаточно уже одного сочетания при этих условиях трудно уловить закономерности, характеризующие процесс замыкания условно-рефлекторной связи), либо на кроликах — животных со сравнительно слабо развитой корой больших полушарий головного мозга,— притом в условиях полуострого опыта (когда кролик был растянут и привязан к станку, нарушена целость его кожных и даже костных покровов черепа). Кроме того, закономерности и особенности высшей нервной деятельности кролика ранее никем не подвергались специальному изучению. Несомненно больший интерес представляли бы такие работы на собаках с их хорошо развитой корой и всесторонне и глубоко изученными закономерностями высшей нервной деятельности.

Отдельные попытки исследования этих вопросов у собак ([3], [4]), были проведены с вживленными в мозг электродами, что представляет серьезные недостатки (сначала альтерация мозговой ткани, а в дальнейшем и некротические ее изменения). До последних лет не существовало другой методики регистрации Э. Э. Г. собак в хронических условиях.

В настоящей работе мы поставили перед собой задачу изучения электрической активности коры больших полушарий головного мозга здоровых собак в процессе условно-рефлекторной деятельности в хронических условиях, но не прибегая к вживленным электродам. С этой целью еще в 1951 г. нами была разработана ([7]) соответствующая методика регистрации Э. Э. Г. у собак, которая и была использована в настоящем исследовании.

Методика. Собака стояла в станке условно-рефлекторной камеры, где у нее образовывались и изучались оборонительно-двигательные

условные рефлексы при одновременной регистрации Э. Э. Г. различных областей мозга (обычно изучались лоб, темя и затылок). В качестве условных раздражителей были использованы свет, звонок и касалка; в качестве безусловного раздражителя — прерывистый индукционный ток, приложенный к тыльной стороне передней лапы собаки. Регистрация Э. Э. Г. производилась шестиканальным чернилопишущим энцефалографом. Отводящими электродами служили изолированные цапоновым лаком тонкие швейные иглы (самый кончик от изоляции освобожден), которые прокалывались через кожный и мышечный покровы и легким ударом вбивались в кость черепа собаки так, чтобы конец иглы оставался в кости.

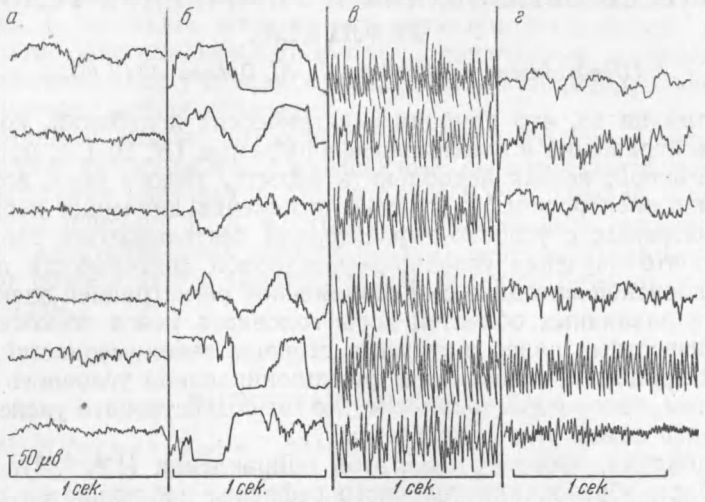


Рис. 1. *а* — собака Цыган; Э. Э. Г. в покое; зарегистрированы области, соответствующие расположению: g. front., g. cruciat. ant. и g. Op.; верхние 3 канала — слева, нижние — справа; *б* — собака Джек, дремлет в станке, отведения те же; *в* — собака Пальма; Э. Э. Г. в начальной фазе образования условных рефлексов; отведения те же; *г* — собака Пальма после 76 сочетаний. Условные рефлексы образовывались на сгибание левой передней конечности. Повышенная электрическая активность локализована только в одной области правого полушария, в области, соответствующей расположению g. cruciat. ant.

К игле был припаян тонкий провод, который петлями закреплялся на коже головы собаки при помощи менделеевской замазки и далее направлялся к входу усилителя.

Результаты. Прежде чем приступать к изучению изменений, наступающих в Э. Э. Г. собак в связи с образованием условных рефлексов, мы вынуждены были заняться изучением Э. Э. Г. собак в норме, так как литературных данных по этому вопросу нам не удалось найти (если не считать данных В. В. Правдич-Неминского ([6]), полученных на собаке в условиях острого опыта с применением кураре).

Электроэнцефалограмма в норме, без наркоза, когда собака лежит или стоит в станке условно-рефлекторной камеры, была изучена на 8 животных. У всех этих собак в первых опытах мы, как правило, во всех областях мозга регистрировали высокочастотную активность с доминирующей частотой 30—40 гц и амплитудой до 150 μв. Лишь по мере привыкания собаки к камере и к обстановке опыта начинала обнаруживаться Э. Э. Г., характерная для состояния покоя. Э. Э. Г. собак в покое, как правило, слагается из колебаний разных частот (от 1—2 до 60—70 гц) с преобладающей амплитудой в 10—40 μв. Типичный для человеческой Э. Э. Г. α-ритм с частотой 8—13 гц у собак выражен слабо. Лишь иногда с заты-

лочных областей мозга нам удавалось зарегистрировать отдельные группы колебаний типа α-ритма. С области, соответствующей расположению g. cruciatus anterior, с той его части, которая соответствует 4-му полю Бродмана у человека, можно было чаще, чем в других областях, встретить среди других колебаний группы волн, идущих с частотой 14—18 гц, а с более передней части того же g. cruciat. ant. (соответствующей 6-му полю) чаще регистрировались колебания с частотой 20—25 гц (рис. 1, *а*).

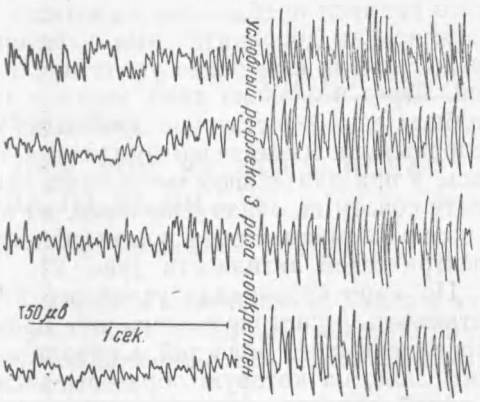


Рис. 2. Собака Джек после 105 сочетаний. Повышенной электрической активности в промежутках между применением условных раздражителей уже нет (левая половина рисунка), но 3-кратное применение условного раздражителя с подкреплениями вновь ее вызывает (правая половина рисунка)

В зависимости от состояния животного, Э. Э. Г. у собак обнаруживает большие изменения: когда собака, стоя в станке, дремала, во всех изучавшихся нами областях мозга регистрировались медленные колебания большой амплитуды, идущие с частотой 2—3 гц и с амплитудой до 200 μ в (рис. 1, *б*). Наоборот, если собака бывала несколько возбуждена, во всех отведениях преобладали более частые колебания, преимущественно от 30 до 50 гц с амплитудой 40—60 в.

В связи с образованием условных рефлексов электрическая активность коры больших полушарий головного мозга претерпевает ряд зако-

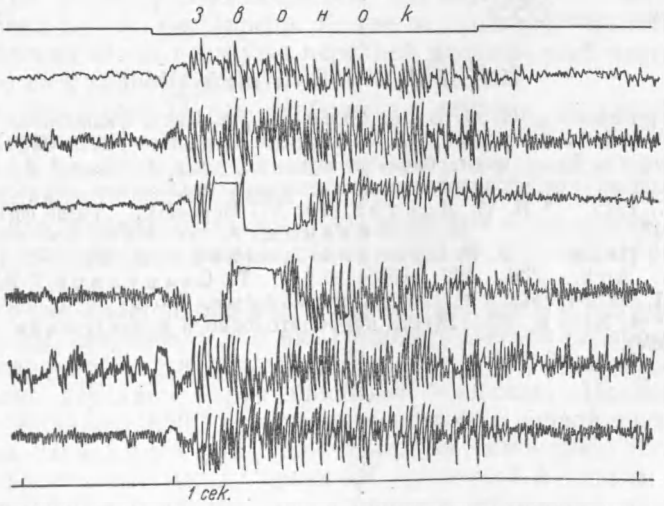


Рис. 3. Собака Цыган после 225 сочетаний. Условный раздражитель (звонок) вызывает повышение электрической активности во всех областях коры больших полушарий головного мозга, но лишь на время своего действия

номерных изменений. Уже после первых сочетаний, произведенных с целью образования условных рефлексов, регистрируется резкое общее повышение электрической активности, охватывающее все изучавшиеся нами области коры головного мозга: увеличивается амплитуда составляющих колебаний, происходит синхронизация активности различных областей, пре-

обладающей всюду становится частота 30—35 гц, амплитуда колебаний достигает 140—160 μв (рис. 1, *в*).

В первые дни работы по образованию условных рефлексов у собаки такая повышенная электрическая активность обнаруживалась в течение всего времени пребывания животного в камере, независимо от того, применялись ли дополнительные сочетания или нет. Применение условного раздражителя еще более увеличивало амплитуду доминирующих колебаний. Через несколько дней, когда условные рефлексы уже образовались, но были еще недостаточно прочными, в промежутках между применением условных раздражителей амплитуда этих колебаний несколько уменьшалась, а при длительном оставлении собаки в станке без раздражений они почти совсем не обнаруживались, но применение условного раздражителя с подкреплением всегда восстанавливало прежнюю картину повышенной электрической активности (рис. 2).

По мере упрочнения условного рефлекса повышенная электрическая активность регистрировалась уже не со всей поверхности коры, а с более ограниченных ее областей. Сначала с одного полушария, противоположного лапе, на которую образовывался условный рефлекс, а затем лишь с одной области данного полушария, соответствующей расположению g. cruciat. ant. (рис. 1, *г*).

Однако условный раздражитель во время своего действия и в этой фазе попрежнему вызывал сильное повышение электрической активности во всех изучавшихся областях коры больших полушарий головного мозга (рис. 3).

Кроме такого общего изменения характера электроэнцефалограммы, условный раздражитель вызывал и другие, более сложные изменения в электрической активности различных областей мозга. Эти изменения не одинаковы в различных областях и зависят от вида раздражителя.

Физиологическая лаборатория
Академии наук СССР

Поступило
17 IV 1955

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] В. В. Артемьев, Н. И. Безладнова, Тр. Инст. физиологии им. Павлова, 1 (1952). [2] Г. В. Гершуни, В. А. Кожевников, А. М. Марусева, Л. А. Чистович, Бюлл. эксп. биол. и мед., 26, 205 (1948). [3] А. М. Коган, Электрофизиологическое исследование центральных механизмов некоторых сложных рефлексов, М., 1949. [4] И. И. Лаптев, Тр. VII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармак., 1947, стр. 175. [5] М. Н. Ливанов, А. М. Рябиновская, Физиол. журн., 33, № 5 (1947). [6] В. В. Правдич-Неминский, Zbl. Physiol., 27, 951 (1913); Pflüg. Arch., 209, 362 (1925). [7] Г. Т. Сахиулина, Журн. высш. нервн. деят., 1, № 2 (1951). [8] П. И. Шпильберг, Бюлл. эксп. биол. и мед., 17, в. 6 (1944). [9] А. Юс, К. Юс, Журн. невропатологии и психиатрии им. С. С. Корсакова, 54, 9 (1954).