

Н. Н. ВАСИЛЕВСКИЙ, Н. Б. СУВОРОВ, В. В. ТРУБАЧЕВ

**УСТОЙЧИВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧАСТОТЫ И СИНХРОННОСТИ
РАЗРЯДОВ КОРКОВЫХ НЕЙРОННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ
В ЭКСПЕРИМЕНТАХ С ОБРАТНОЙ СВЯЗЬЮ**

(Представлено академиком Е. М. Крепом 27 XII 1971)

Механизмы активной регуляции нейрофизиологических процессов в ходе адаптивной деятельности центральной нервной системы (ц.н.с.) могут быть полнее изучены в экспериментах с обратной связью, где подача подкрепления поставлена в непосредственную зависимость от частотно-амплитудных параметров биопотенциалов мозга ⁽¹⁾.

Настоящая работа посвящена дальнейшему изучению механизмов активного формирования разнонаправленных устойчивых сдвигов в частоте разрядов корковых нейронных популяций (н.п.), при которых снижается количество биологически отрицательных воздействий (электрокожная стимуляция).

Опыты проводились на 20 обездвиженных трикураном кроликах, находившихся на искусственном дыхании. Разряды н.п. соматосенсорной зоны коры, состоящие из 3—7 различных по амплитуде пиков (рис. 1 А), отводились стеклянными микроэлектродами, заполненными 0,6 М раствором K_2SO_4 с диаметром кончика 8—35 μ , с сопротивлением 0,5—5 мом. Техника операции, аппаратура усиления и регистрации описаны ранее ⁽²⁾.

Управление раздражением осуществлялось с помощью аналоговой вычислительной машины МН-7. Электрокожная стимуляция автоматически включалась, если частота разрядов н.п. снижалась или повышалась сверх критического (порогового) уровня.

В качестве управляемого раздражения использовалась электрокожная стимуляция передней контралатеральной конечности, длительность импульса 1 мсек., сила тока 0,2—1 ма. Частота раздражающих импульсов 20 имп. в 1 сек.

Для анализа экспериментального материала строились кривые средней частоты (время усреднения 1 мин.) разрядов корковых н.п. и стимулов (или же псевдостимулов при регистрации фоновой активности). Достоверность сдвигов при автоуправляемой стимуляции оценивалась с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Для стационарных участков активности, которые в отдельных случаях длились десятки минут, строились автокоррелограммы с помощью ЭЦВМ.

Проведены две серии экспериментов, в которых изучены 20 н.п. В первой серии опытов управляемая стимуляция включалась, когда частота разрядов н.п. опускалась ниже заданного критического уровня. В этих опытах наблюдалось формирование сдвигов в сторону устойчивого повышения частоты разрядов (рис. 1Б, I, II).

Во второй серии опытов управляемая стимуляция подавалась в моменты превышения частоты разрядов н.п. сверх выбранного критического уровня. Как показано на рис. 1Б, II, 2, в этих условиях частота разрядов устойчиво снижалась. В обеих сериях опытов после одного цикла управляемой стимуляции (20—30 мин.) выработанные сдвиги сохранялись в течение 12—38 мин. (рис. 1Б, III). По сравнению с фоном сдвиги были достоверными во всех экспериментах ($P_{\min} > 0,95$, $P_{\max} > 0,999$). Сдвиги, независимо от направления, приводили к минимизации болевых стимуляций (рис. 1Б, I, 2), что свидетельствует об их адаптивном характере.

Для выяснения нейрофизиологических механизмов, лежащих в основе формирования описанных сдвигов, был проведен автокорреляционный анализ функций текущей средней частоты разрядов н.п. в низкочастотном диапазоне. Кривые текущей средней частоты имели как высокоамплитудные колебания, соответствующие периодам синхронного повышения (снижения) частоты разрядов, так и низкотемпературные колебания во время

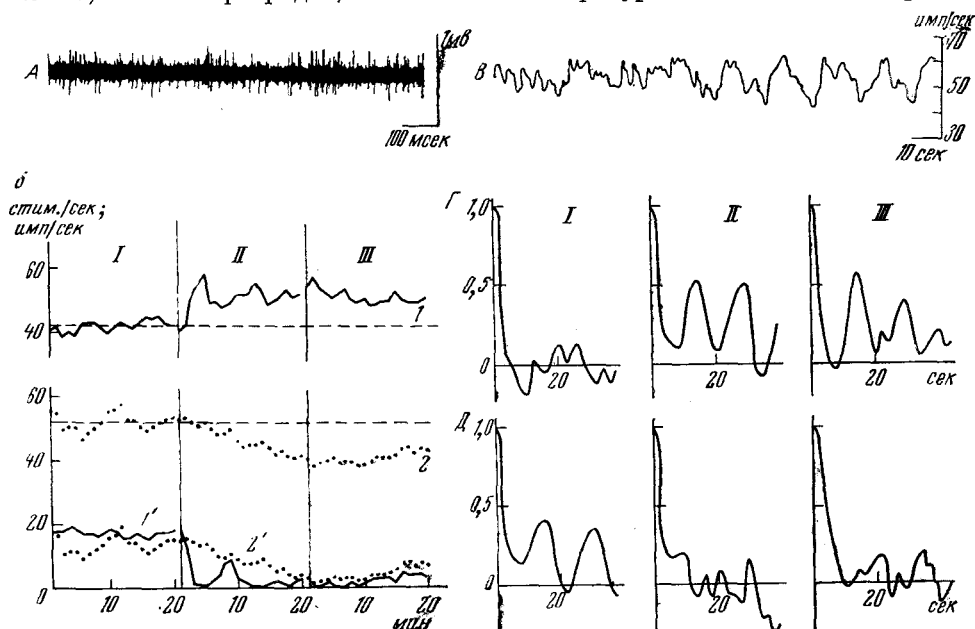


Рис. 1. Выработка устойчивых сдвигов в динамике импульсной активности нейронных популяций в первой и второй сериях опытов с обратной связью. А — осциллограмма пиковых разрядов одной из н.п. В — развитие устойчивого сдвига в сторону повышения для н.п. 1 (кривая 1) и снижения — для н.п. 2 (кривая 2) частоты разрядов у разных н.п. 1', 2' — соответственно 1 и 2 — среднее число подкрепляющих стимулов за 1 мин. (для I и III — число псевдостимулов). I — исходная фоновая активность, II — период автоподкрепления, III — последствие. Горизонтальные пунктирные линии — средний уровень исходного фона. В — кривая текущей средней частоты разрядов н.п. Г — автокоррелограммы для н.п. 1 (В) соответственно периодам I, II, III. Д — то же для н.п. 2 (В)

десинхронизированной активности нейронов, входящих в состав популяции (рис. 1 В).

Фоновые ритмы одних популяций характеризовались преобладанием синхронной активности н.п., других — десинхронизированной, что соответственно нашло отражение в автокоррелограммах в наличии или отсутствии периодических составляющих период синхронных колебаний варьировал от 10 до 20 сек. (рис. 1 Г, I). Однако в обеих сериях опытов в фазу формирования устойчивых сдвигов автокоррелограммы приобретали противоположные свойства (рис. 1 Г, II), которые сохранялись также после отмены подкрепления (рис. 1 Г, III). Поскольку такого рода реорганизация частотно-амплитудных показателей импульсной активности н.п. соответствовала минимизации болевых стимуляций, можно было предполагать, что отдельные составляющие функции текущей средней частоты н.п. имеют неодинаковые уровни подкрепления. Действительно, как показано на рис. 2, выявились достоверно различные средние количества псевдостимулов в фоне и различные средние количества реальных подкрепляющих стимулов для синхронизированных и десинхронизированных участков. Очевидно, формирование устойчивых сдвигов шло по пути избирательного усиления тех компонентов активности н.п., при которых имелось меньшее число болевых стимулов.

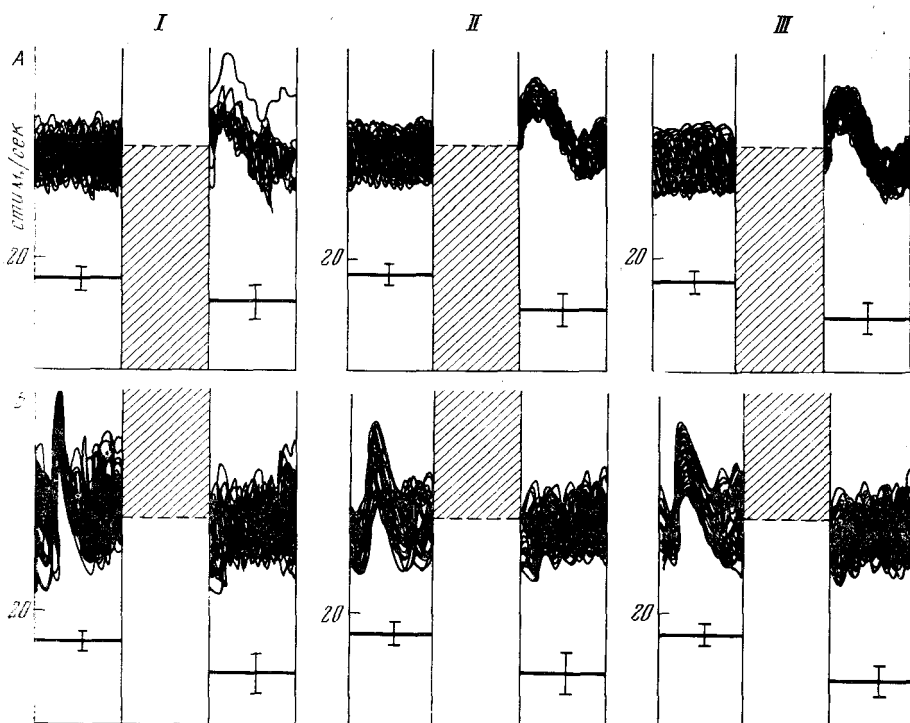


Рис. 2. Средняя форма участков синхронизированной и десинхронизированной активности н.п. и соответственно средние уровни количества подкрепляющих импульсов раздражения. А — для н.п. 1 и Б — для н.п. 2 (см. рис. 1). Графическое наложение 40 участков. Заштрихованные столбики — зона подкрепления. Ширина участка во всех случаях равна 15 сек. I, II и III — то же, что и на рис. 1

Отсюда становится понятным, почему в стадию выработки сдвига и в последствии автокоррелограммы приобретали иной характер по сравнению с исходными: возникала периодичность (рис. 1 Г, I, II, III), когда синхронизированные компоненты имели меньший уровень подкрепления (рис. 2А, I, II, III) и, наоборот, утрачивали периодичность (рис. 1Д, I, II, III), когда десинхронизированные компоненты в меньшей степени совпадали с моментами включения подкрепления (рис. 2Б, I, II, III). Соответственно изменению структуры интегральной активности н.п. изменялись и средние частоты разрядов (рис. 1Б, II, III, 1, 2).

Таким образом, активная реорганизация нервных процессов является необходимым звеном в составе системных механизмов, направленных на достижение максимального приспособительного эффекта. Динамическая система активной регуляции может быть представлена в виде комплекса временных связей, складывающихся вследствие ассоциации текущей динамики нервных процессов с сенсорным возбуждением, непосредственно следующим за их отдельными составляющими. Выработанные временные связи, взаимодействуя с мотивационными системами мозга ⁽³⁾, способны избирательно активировать или подавлять компоненты биоэлектрической активности мозга. Результаты наблюдений также показывают один из возможных механизмов реализации корректирующего влияния «обратных афферентаций» ⁽⁴⁾ и могут быть привлечены для понимания некоторых механизмов адаптивного поведения, произвольных движений и физиологической адаптации.

Институт экспериментальной медицины
Академии медицинских наук СССР
Ленинград

Поступило
17 XII 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ П. К. Анохин, Усп. физиол., 1, 1, 19 (1970). ² Н. Н. Василевский, Нейрональные механизмы коры больших полушарий, Л., 1968. ³ Ю. Конорски, Интегративная деятельность мозга, М., 1970.