

J. MAJKOWSKI

## BADANIA NAD OBRAZEM EEG I EMG RÓŻNICOWANIA ODRUCHÓW WARUNKOWYCH

Z Kliniki Neurologicznej A. M. w Warszawie

p. o. Kierownik: prof. dr I. Hausmanowa

W klasycznych badaniach pawłowowskich bezpośredniej obserwacji dostępne są dwa ogniwa łuku odruchowo-warunkowego: część dośrodkowa i odśrodkowa. Wymyka się natomiast spod bezpośredniej obserwacji część ośrodkowo-kojarzeniowa, która stanowi najbardziej złożone i tajemnicze ogniwo wspomnianego łuku odruchowego.

Klasyczna metodyka pawłowowska nie pozwala na bezpośrednią obserwację tego ogniwa, zarówno w okresie tworzenia się związku czasowego, jak również w czasie realizacji odruchu. Obecnie dzięki rozwojowi metody badań elektroencefalograficznych stało się to możliwe; na podstawie zmian krzywych eeg możemy wnioskować o lokalizacji procesów nerwowych i z dużą ostrożnością o ich rodzaju. Jest to niewątpliwie postęp w porównaniu do tego czym dysponował *Pawłow* i jego szkoła.

Zastosowanie elektroencefalografii do badań odruchów warunkowych znalazło swój wyraz w dość licznych pracach. Pierwszą pracą tego typu były badania *Durupa* i *Fesarda* w 1935 r. Owocem tych badań było stwierdzenie, że zniknięcie rytmu fal alfa w okolicy potylicznej (występujące normalnie pod wpływem działania bodźców świetlnych lub skupienia uwagi) daje się uwarunkować na dowolny bodziec, np. dźwiękowy. Naturalnie działanie bodźca dźwiękowego musi być uprzednio wygaszone. W tych doświadczeniach uwarunkowane zniknięcie rytmu fal alfa jest równoważnikiem uwarunkowanej reakcji obwodowej, np. ruchowej lub wydzielania śliny.

Badania te prowadzone w oparciu o warunkowanie czynności fal alfa u ludzi narażały jednak pewne trudności. Po pierwsze z rytmami alfa spotykamy się tylko u człowieka i małp — u zwierząt niższych na ogół nie daje się ich otrzymać. Po drugie tylko 60% ludzi posiada dobrze wyraźny rytm fal alfa, 20% — rytm fal alfa nieregularny z falami wolnymi i 20% tylko czynności fal beta.

Z drugiej strony badania na zwierzętach pozwalają na znacznie większą swobodę odbioru czynności bioelektrycznej z różnych miejsc mózgu, ponadto możliwość otrzymania czystego i niezłożonego modelu doświadczalnego jest znacznie większa.

Jednym z pierwszych, który zastosował metodę elektroencefalograficzną do badania tworzenia się związków czasowych u zwierząt, był *Lantew* (1938—1943). Wytwarzał on u psa ruchowy odruch warunkowy; nie stwierdził jednak wyraźnej zależności między tworzeniem się związku warunkowego, a obrazem elektroencefalograficznym.

Oryginalne zastosowanie metodyki elektroencefalograficznej do badań obronnego ruchowego odruchu warunkowego wprowadził *Liwanow* (1944—1945). Metodyka ta polega na stosowaniu rytmicznego bodźca świetlnego połączonego z izorytmicznym bodźcem elektrycznym działającym na łapę królika jako wzmacnianiem bezwarunkowym. Dzięki tej metodzie *Liwanow* mógł śledzić zachowanie się obrazu czynności bioelektrycznej w przebiegu tworzenia się odruchu warunkowego — od momentu pierwszego zadziałania bodźca świetlnego — aż do chwili wytworzenia się odruchu ruchowego.

Wyróżniał przy tym 3 stadia: koncentracji wodzenia w analizatorze bodźca warunkowego, generalizacji i koncentracji w analizatorze bodźca warunkowego.

Wielu późniejszych autorów, a szczególnie lat ostatnich, wykazało dużą wartość tej metodyki w badaniu odruchów warunkowych (*Knipst* 1955, *Trofimow* i współpr. 1955, *Green* i *Adey* 1956, *Nowikowa*, *Rusinow* i *Siemiochina* 1952, *Naumowa* 1956, 1956, *Nowikowa* i *Forber* 1956, *Galambos* i współpr. 1956, *Rusinow* i *Smirnow* 1957, *Yoshi* i współpr. 1952, 1956 i 1957, *Hernandez-Peon* i współpr. 1955, 1956, 1957, *Morrell* i *Ross* 1953, *Morrell* i *Jasper* 1956, *Morrell* 1957, *Anochin* 1957, *Lissak* i *Grastyan* 1957, *Jouvet* i *Hernandez-Peon* 1957).

Z badań tych wynika na ogół, że: a) wzrost szybkiej czynności bioelektrycznej w okresie realizacji odruchu warunkowego odpowiada wzrostowi pobudzenia w ośrodkowym układzie nerwowym, b) spadek przeciętnej częstotliwości fal — na ogół przemawia za pojawieniem się hamowania.

Posługując się jednakże metodą przyswajania rytmicznych błysków świetlnych — mamy do czynienia przede wszystkim — w okresie działania bodźca świetlnego — ze zmianą lokalizacji przyswojonych rytmów; nie obserwuje się natomiast przesunięcia widma częstotliwości fal w którąkolwiek stronę.

W tych doświadczeniach zmienność lokalizacji przyswojonych rytmów jest wskaźnikiem prawdopodobnie miejsca zwiększonej reaktywności w ośrodkowym układzie nerwowym; jest widocznym śladem, który znaczy drogi i ogniska tworzenia się związku czasowego i tu, między innymi, leży duża wartość elektroencefalografii w badaniach wyższej czynności nerwowej. Nasuwa się tu jednak pytanie czy zmiany te występują tylko w korze czy też i w podkorze; jaka jest w takim wypadku przestrzenno-czasowa konfiguracja odruchu warunkowego. Innymi słowy — jakie struktury leżą u podstaw tworzenia i istnienia związku czasowego.

*Pawłow* jak wiadomo przyjmował, że zasadniczą rolę w połączeniach czasowych grają procesy pobudzenia i hamowania zachodzące w korze.

Jednakże badania elektrofizjologiczne i uzyskane na ich podstawie nowe dane o roli siateczkowatego układu pobudzającego pnia mózgu (*Magoun* 1949), o znaczeniu wzgórzowego rozlanego układu projekcyjnego (*Jasper* 1949) i wreszcie o układzie limbicznym (*MacLean* 1954; *Green* 1954) skłaniają obecnie większość autorów do badania wpływu również i tych układów na proces tworzenia się związków czasowych.

*Hernandez-Peon* uważa, że silny wpływ koncepcji *Pawłowa* — o korowej lokalizacji związków czasowych — można stwierdzić i obecnie u niektórych elektrofizjologów, którzy zmiany eeg zachodzące w korze tłumaczą powstawaniem odruchów warunkowych na tym poziomie. Zmiany te są następujące:

1) W okresie działania bodźca warunkowego występuje ogólna desynchronizacja.

2) W późniejszej fazie — desynchronizacja ograniczona jest do korowego bodźca bezwarunkowego.

3) Bodziec warunkowy wywołuje w polu korowym bodźca bezwarunkowego nowe potencjały, są to bądź pojedyncze, bądź powtarzające się potencjały. Te ostatnie pojawiają się w wypadku stosowania bodźców rytmicznych.

4) W procesie warunkowania bodziec warunkowy wywołuje w odpowiednim własnym polu korowym wzrost potencjałów elektrycznych.

Jednakże autor zaznacza, że zmiany te obserwuje się także i w strukturach podkorowych.

*Yoshi, Provot i Gastaut (1956)* wytwarzali odruch warunkowy na bodziec dźwiękowy ciągły; bodźcem bezwarunkowym był rytmiczny bodziec świetlny. Elektrody umiejscawiano w układzie siateczkowatym, na powierzchni czaszki i we wzgórzu (jądro przednio-brzusze i środkowo-przyśrodkowe). Autorzy obserwowali początkowo desynchronizację, a następnie pojawienie się fal rytmicznych o częstotliwości bodźca bezwarunkowego. Ta uwarunkowana rytmiczna odpowiedź występowała początkowo tylko w substancji siateczkowatej pnia mózgu; jeżeli pojawiały się rytmiczne fale w potylicy, to zawsze towarzyszyły im także fale w układzie siateczkowatym, przy czym były one wyraźniejsze.

Dalszym dowodem na to, że związek warunkowy może powstać bez udziału kory ma być wytwarzanie związku czasowego u zwierząt „dekorowanych“, a także utrzymywanie się odruchu po usunięciu kory (*Hernandez-Peon 1957*), *Anochin 1957* (doniesienie osobiste). Obserwacje te dotyczą najprostszych form odruchów warunkowych. Wobec takiej „degradacji“ kory nasuwa się pytanie, jakie struktury odpowiedzialne są za powstawanie połączeń czasowych?

Prace ostatnich dwóch lat rzucają nieco światła na rolę struktur korowych i podkorowych w procesie warunkowania. Interesująca pod tym względem jest praca *Morrella (1957)*, o roli nieswoistych układów w tworzeniu się związku czasowego. Autor wytwarzał odruch warunkowy na bodziec dźwiękowy (ton) trwający 2—3 sekundy; bodziec ten wzmocniony był rytmicznymi świetlnymi błyskami o częstotliwości 3—12 sek. przez okres 7—10 sek.

Wg autora w procesie tworzenia się odruchu warunkowego biorą udział trzy układy:

1) Układ siateczkowaty śródmózgowia — odpowiedzialny za uogólnione pobudzenie;

2) układ siateczkowy wzgórzowy — związany z bardziej swoistą korową projekcją — odpowiedzialny jest za zlokalizowane pobudzenie;

3) rytmiczna powtarzająca się odpowiedź — zależy od wzmożonej pobudliwości w odbiorczych polach kory potylicznej.

Wzrost pobudliwości występuje pod wpływem powtarzających się rytmicznych bodźców świetlnych.

Autor próbuje wykazać anatomiczne podłoże dla wspomnianych wyżej trzech odpowiedzi bioelektrycznych występujących w procesie tworzenia się odruchu warunkowego. W tym celu wstrzykiwał do kory potylicznej pastę aluminiową i otrzymywał wzrost pobudliwości kory oraz zwiększoną odpowiedź rytmiczną w korze potylicznej, nie spostrzegając natomiast zmian w odpowiedzi pobudzenia ani uogólnionego ani umiejscowionego.

Następnie — autor niszczył wyjścia siateczkowego układu wzgórzowego koagulując korowe projekcje jąder intralaminarnych. Stwierdził znaczne zwiększenie odpowiedzi rytmicznej w korze — jak w poprzednim przypadku — wystąpiły natomiast zaburzenia w miejscowym pobudzeniu. Odpowiedź ogólnego pobudzenia nie była zmieniona.

Hipoteza autora sugeruje, że zmiany eeg świadczące o pobudzeniu ogólnym przekazywane są drogą śródmózgowiowego układu siateczkowego; zlokalizowane zmiany — drogą wzgórzowego układu siateczkowego i wreszcie powtarzająca się odpowiedź rytmiczna zależna jest od stanu wzmożonej pobudliwości neuronów korowych.

Na podobnym stanowisku stoją *Lissak* i *Grastyan* (1957) oraz *Hernandez-Peon* i współpr. (1956). Ostatni autorzy uważają, że zasadniczym miejscem odpowiedzialnym za obecność odruchu warunkowego jest pewna okolica w nakrywie śródmózgowia — zniszczenie tej okolicy znosi np. uwarunkowaną odpowiedź ślinianki, nie powodując zaburzeń świadomości. W tej okolicy pnia mózgu zbiegają się wszystkie drogi wstępujące.

Bliższe poznanie pobudzających układów nieswoistych zwróciło uwagę na ich dużą rolę w procesie warunkowania — w ten sposób wysunięto duży udział struktur podkorowych, w przeciwieństwie do klasycznych poglądów pawłowowskich, które przyjmowały, że kora odgrywa decydujące znaczenie w zamykaniu czasowym.

Nasze badania elektroencefalograficzne i elektromiograficzne (1953—1958) nad tworzeniem się związku czasowego u królika, wydają się również wskazywać, że udział podkorowych struktur nieswoistych — układu siateczkowego śródmózgowia oraz rozlanego projekcyjnego układu wzgórzowego — odgrywają niewątpliwie dużą rolę w procesie tworzenia i utrzymywania się odruchu warunkowego.

Technika, metodyka oraz wyniki tych badań zostały szczegółowo omówione w pracach poprzednich\*.

Zadaniem tej pracy jest przedstawienie dalszych wyników badań nad tworzeniem się obronnego ruchowego odruchu warunkowego w szczególności chodzi o działanie bodźców różnicowych w okresie wytworzonego już odruchu warunkowego.

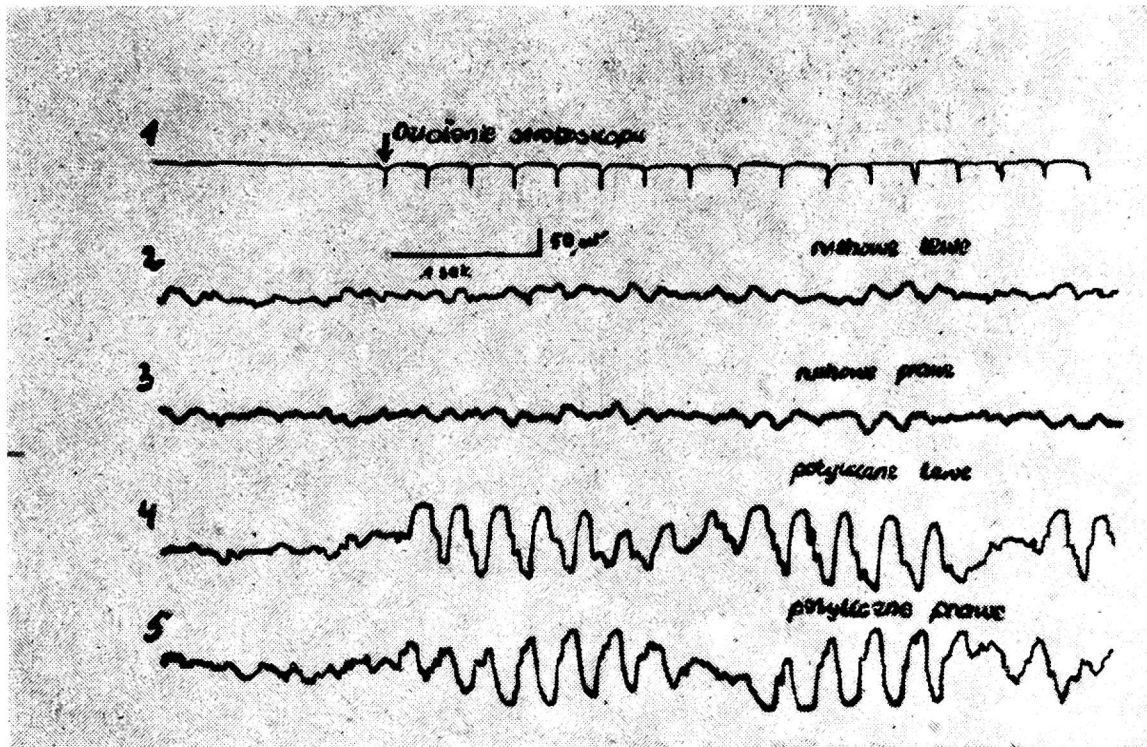
## WYNIKI

Stosowaliśmy bodźce ciągłe: światło białe i czerwone, głośny dzwonek oraz cichy brzęczek; ponadto stosowaliśmy różnicowy rytmiczny bodziec świetlny o częstotliwości 5 na sek. w przeciwieństwie do zwykle stosowanego 3,3 sek. Czas działania bodźca różnicowego — wynosił 5 sekund. Bodźce różnicowe nie były wzmacniane. Nim rozpoczęliśmy stosowanie bodźców różnicowych wytworzyliśmy w sposób typowy ruchowy odruch warunkowy; poniżej przytaczamy krótką charakterystykę bioelektryczną tworzenia się tego odruchu.

W okresie działania warunkowego występuje wodzenie rytmu w okolicy potylicznej. Jest to pierwsze stadium tzw. koncentracji wodzenia rytmu w analizatorze bodźca warunkowego (ryc. 1); występuje ono już od pierwszych połączeń i trwa do 70 połączeń, po czym przechodzi stopniowo w na-

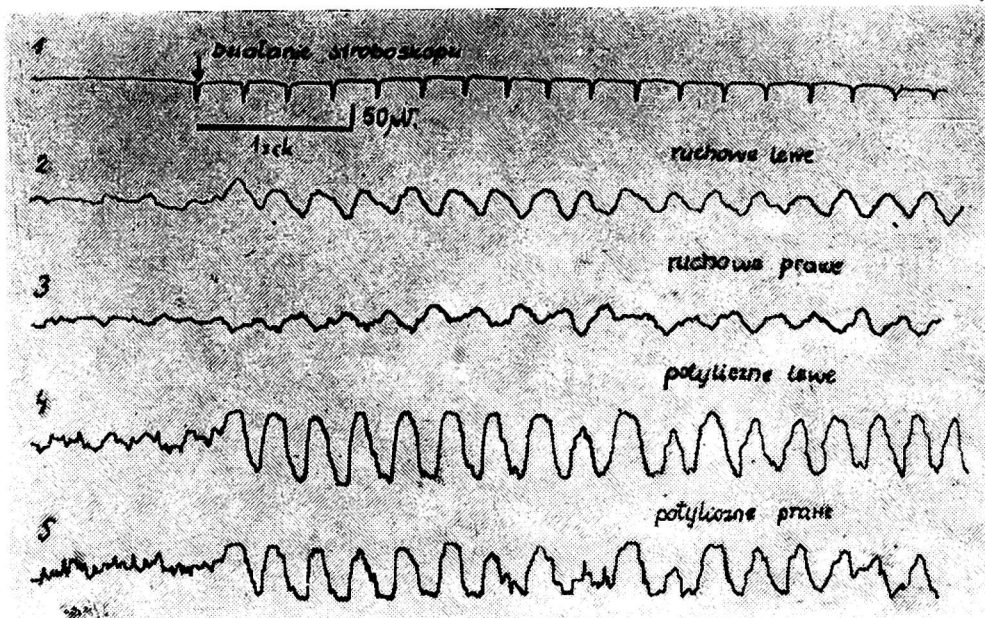
\* *Neurol., Neurochir. i Psychiatria Polska*, 1955, 5, 229—241, oraz „EEG and EMG of motor conditioned reflexes after paralyse of muscles with curare“, *EEG Clin. Neurophysiol.*, 1958.

stępne. Stadium drugie tzw. generalizacji wodzenia charakteryzuje się występowaniem, w czasie działania bodźca warunkowego, wodzenia zarówno w okorze wzrokowej jak i ruchowej. Stadium to trwa różnie długo



Ryc. 1. Pierwsze stadium wodzenia rytmu w analizatorze bodźca warunkowego. Objasnienia: 1. Błyski świetlne ze stroboskopa, 2. odprowadzenie z okolicy ruchowej lewej, 3. — z ruchowej prawej, 4. — wzrokowej lewej, 5. — wzrokowej prawej.

Fig. 1. The first stage of leading rhythm in the analyzer of the conditioned stimulus. Explanation: 1. Light flashes from the stroboscope, 2. leads in the left motoric region, 3. — from motoric right, 4. — visual left, 5. — visual right.



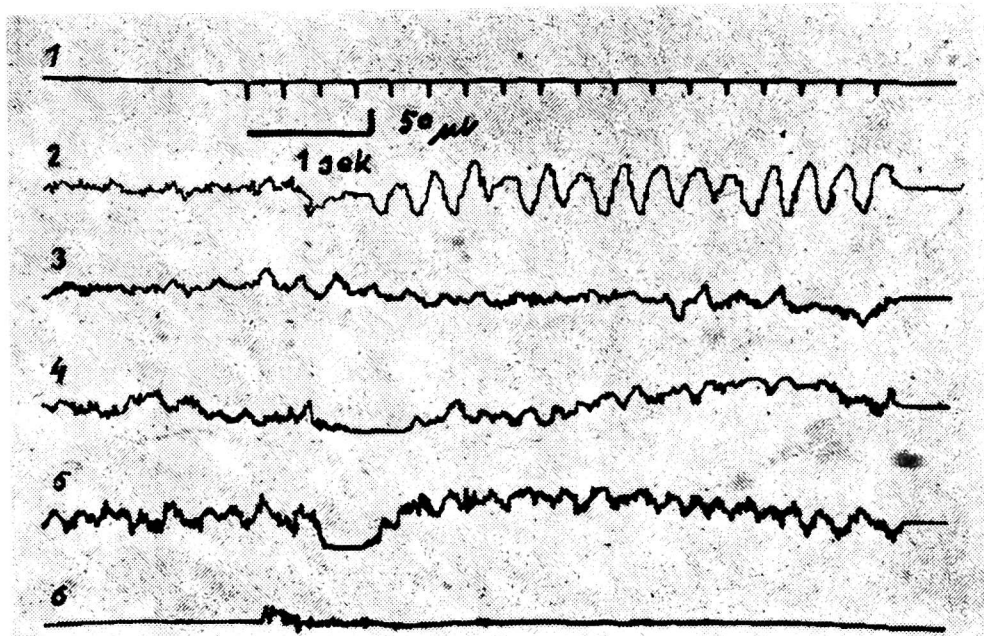
Ryc. 2. Drugie stadium generalizacji rytmu. Objasnienia jak na ryc. 1.

Fig. 2. The second stage of generalization of rhythm. Explanation as in Fig. 1.

u różnych królików na ogół utrzymuje się przez dalszych około stu połączeń (ryc. 2).

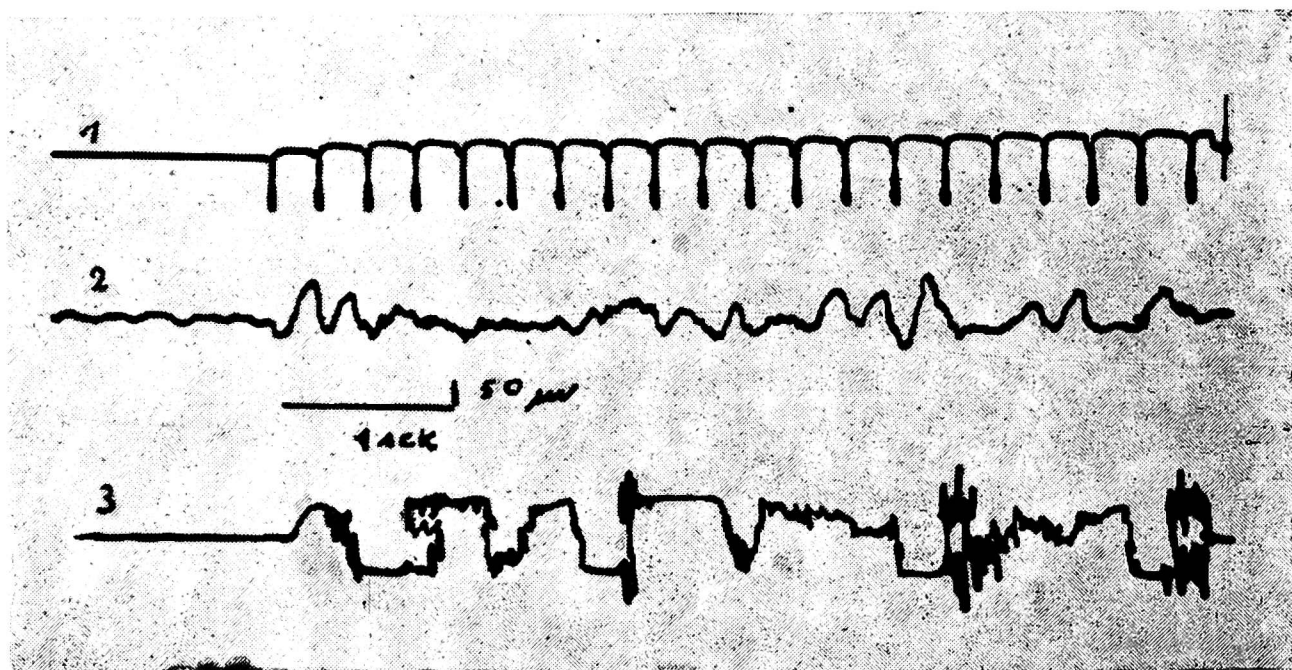
Trzecie stadium tzw. koncentracji wodzenia w analizatorze bodźca bezwarunkowego charakteryzuje się występowaniem, w czasie działania

bodźca świetlnego, wodzenia tylko w analizatorze kinestetycznym lewym (w odruchu efektoorem jest prawa kończyna tylna), w pozostałych odpro-



Ryc. 3. Trzecie stadium koncentracji wodzenia rytmu w analizatorze bodźca bezwarunkowego. Pięć górnych krzywych — jak poprzednio, na ostatniej zapis emg z prawej kończyny tylnej.

Fig. 3. The third stage of concentration of leading rhythm in the analyzer of unconditioned stimulus. The five upper curves — as previously, on the last EMG reading from the right hind limb.



Ryc. 4. Czwarte stadium wytworzonego już odruchu warunkowego. Krzywa pierwsza — działanie stroboskopy, druga — zapis z okolicy ruchowej lewej, trzecia — zapis emg i mechanogram prawej kończyny tylnej.

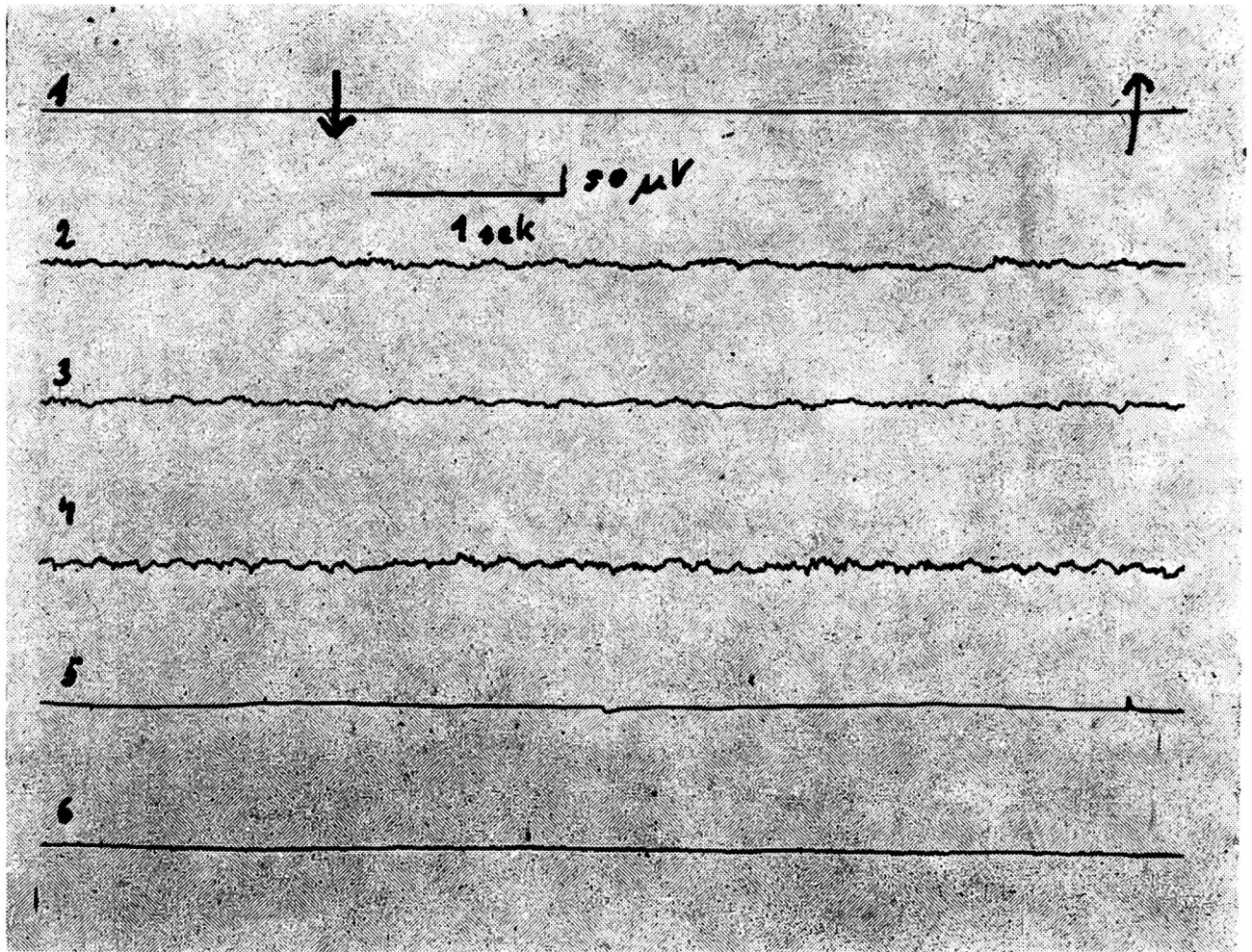
Fig. 4. The fourth stage of the already formed conditioned reflex. The first curve — action the stroboscope, the second — reading from the motoric left region, the third — reading of EMG and the mechanogram of the right hind limb.

wadzeniach (obu potylicznych i ruchowym prawym) wodzenie już nie występuje (ryc. 3).

Stadium trzecie utrzymuje się przez około kilkudziesięciu następnych połączeń.

Należy podkreślić, że w tym okresie nie występuje jeszcze obronny ruchowy odruch warunkowy. Najczęściej w elektromiogramie prawej kończyny tylnej występują tylko potencjały mięśniowe odpowiadające warunkowanemu wzrostowi napięcia izometrycznego mięśni tej kończyny.

Wreszcie po dalszych połączeniach, których liczba dochodzi do 200 i więcej — występuje obronny ruchowy odruch warunkowy, któremu towarzyszy zanikanie wodzenia w analizatorze kinestetycznym prawej kończyny.



Ryc. 5. Bodziec różnicowy — cichy brzęczek. Linia 1 — moment włączenia brzęczka (↓) i wyłączenia (↑), 2. zapis z okolicy ruchowej lewej, 3. — z ruchowej prawej, 4. — wzrokowej lewej, 5. — emg kończyny tylnej, 6. — emg prawej kończyny tylnej.

Fig. 5. Differential stimulus — quiet hummer. Line 1 — the moment of putting on the hummer (↓) and putting off (↑), 2. reading in the motoric left region, 3. — from the motoric right, 4. — visual left, 5. — EMG of the left hind limb, 6. — EMG of the right hind limb.

Jest to czwarte stadium wytworzonego już odruchu warunkowego. W czasie działania bodźca warunkowego nie występuje wodzenie, pojawiają się natomiast ruchy kończyny (ryc. 4).

Na uwagę zasługuje fakt, że wodzenie znika jedynie w czasie skurczów izotonicznych mięśni tj. w czasie ruchu, nie znika natomiast, gdy występuje jedynie wzrost napięcia izometrycznego mięśni.

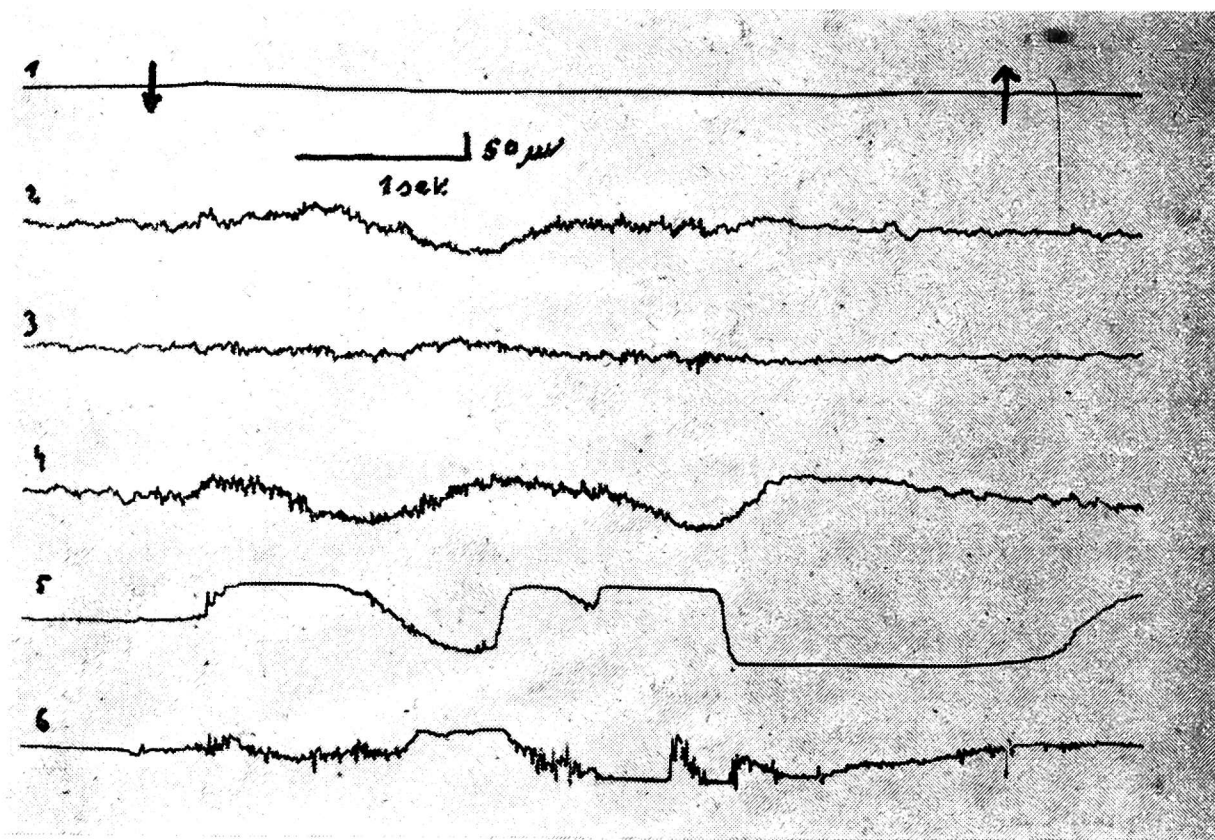
W okresie wytworzonego odruchu stosowaliśmy różne bodźce różnicowe odbierając zapis eeg oraz zapis emg prawej kończyny tylnej.

Cichy brzęczek (jak również i światło ciągle białe i czerwone) nie wywoływał żadnej lub prawie żadnej reakcji bioelektrycznej. Jeżeli wystę-

powąła reakcja orientacyjna to towarzyszył jej wzrost szybkiej czynności fal w zapisie eeg; po kilku jednakże powtórzeniach tego bodźca, królik zachowywał się zupełnie spokojnie i nie stwierdzano żadnych widocznych zmian czynności bioelektrycznej mózgu czy mięśni królika (ryc. 5).

Głośny dzwonek wywoływał silną reakcję ruchową uogólnioną wraz z pojawieniem się czynności szybkiej w odprowadzeniach ruchowych i wzrokowych (ryc. 6).

Po szeregu powtórzeń bodźca dźwiękowego reakcja uogólniona znikła, długo natomiast utrzymywała się, stopniowo słabnąc reakcja mięśniowa w prawej kończynie dolnej; towarzyszyły jej w eeg fale szybkie, które zastępowały spoczynkową czynność fal wolnych (ryc. 7). Przy równoczesnym odbiorze potencjałów mięśniowych z lewej i prawej kończyny tylnej

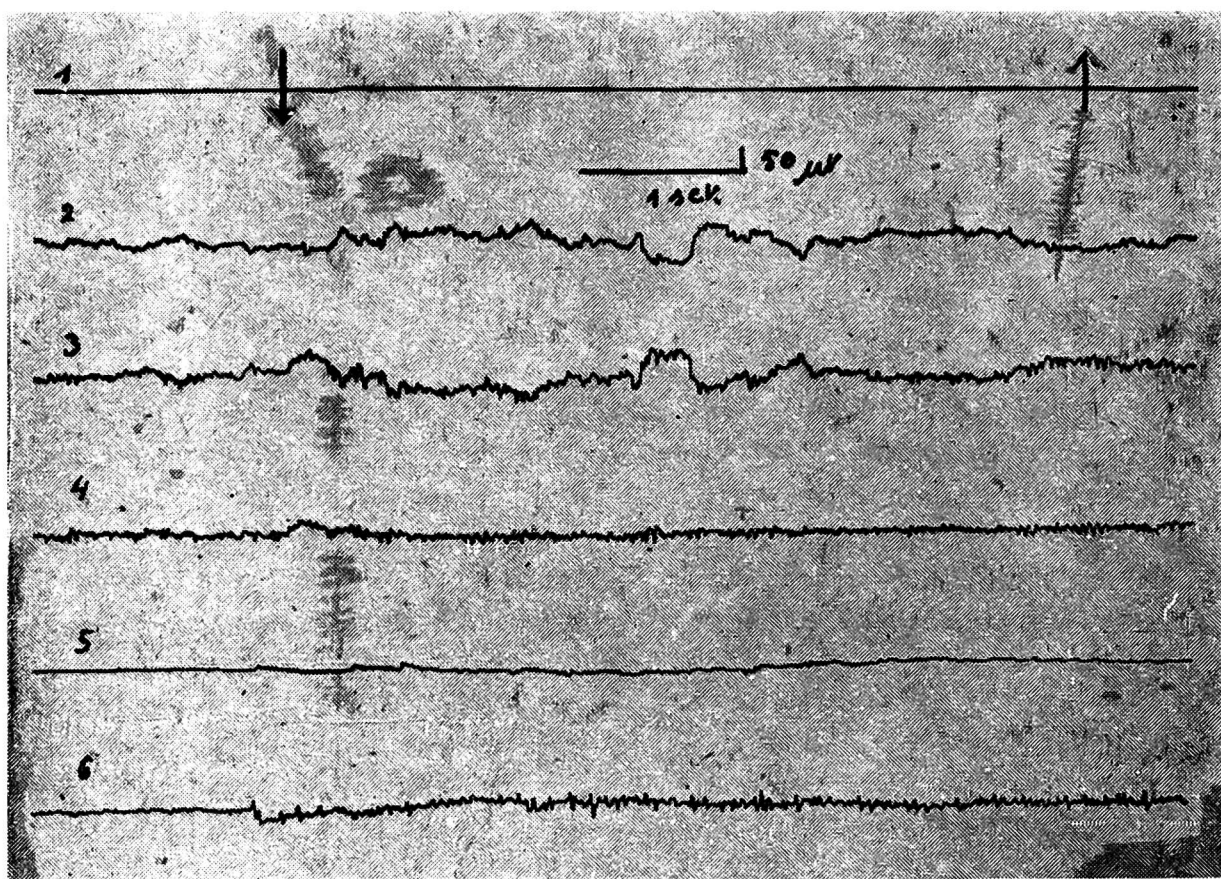


Ryc. 6. Bodziec różnicowy — głośny dzwonek. Oznaczenie jak na ryc. poprzedniej.  
Fig. 6. Differential stimulus — a loud bell. Determination as on the previous fig.

stwierdziliśmy, że występowały one znacznie wyraźniej w prawej kończynie dolnej tj. w tej, na którą wytwarzany był ruchowy obronny odruch warunkowy. Potencjały mięśniowe pojawiające się w tej kończynie — pod wpływem dzwonka — miały charakter wyraźnie odruchowo-warunkowy tzn. królik przez długi czas nie potrafił całkowicie odróżnicować bodźca dźwiękowego różnicowego od warunkowego rytmicznego bodźca świetlnego.

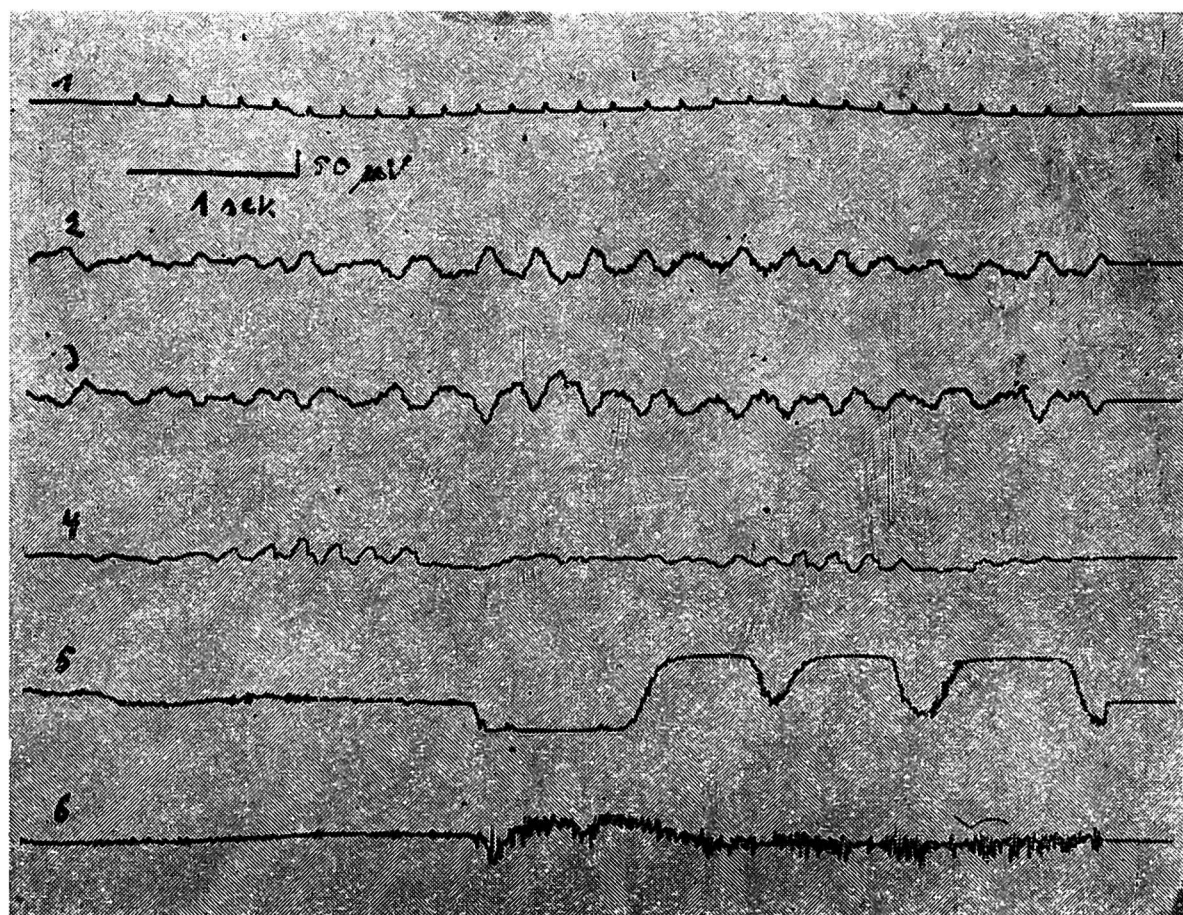
W czasie działania bodźców ciągłych — świetlnych czy dźwiękowych, nigdy nie obserwowano występowania wodzenia rytmu w którymkolwiek analizatorze wzrokowym czy kinestezyjnym. Ponadto królik „miał trudności“ jedynie z odruchowo-warunkową reakcją mięśniową (wzrost napięcia izometrycznego), podczas gdy czynność kinestezyjna była całkowicie odróżnicowana po paru silnych niewzmocnionych dzwonekach; niekiedy nie występowała ona w ogóle, nawet przy pierwszym zastosowaniu silnego bodźca dźwiękowego.





Ryc. 7. Ten sam bodziec różnicowy jak na ryc. 6 — po kilkakrotnym zastosowaniu. Oznaczenia jak poprzednio.

Fig. 7. The same differential stimulus as in Fig. 6 — after using it several times. Determinations as previously.



Ryc. 8. Bodziec różnicowy — rytmiczne błyski świetlne o częstotliwości 5 na sekundę. Oznaczenia jak poprzednio.

Fig. 8. Differential stimulus — rhythmic light flashes of 5 per second frequency. Determinations as previously.

Różnicowy rytmiczny bodziec świetlny (5 na sek.) przy pierwszym zastosowaniu (ryc. 8) wywołał początkowo depresję spoczynkowej czynności w obu analizatorach kinestetycznych, po 1—2 sekundach działania występowała czynność fal — 3 na sekundę, a więc zbliżona do czynności bodźca warunkowego (3,3 sek.); równocześnie w zapisie emg występuje ślad potencjałów mięśniowych w obu tylnych kończynach. Na uwagę zasługuje, że w odprowadzeniu potylicznym lewym występuje dwukrotnie wodzenie rytmu o częstotliwości bodźca różnicowego. A więc bodziec świetlny o częstotliwości 5 na sek. został odróżnicowany przez królika w zakresie reakcji ruchowej, nie został natomiast odróżnicowany, jeżeli chodzi o wodzenie w analizatorze kinestetycznym, gdyż wywołuje w nim odpowiedź bodźca warunkowego (3,3 sek.). Z drugiej jednak strony obserwuje się jego działanie bezwarunkowe na analizator wzrokowy, gdzie wywołuje swoiste dla siebie wodzenie (5 na sek.).

W okresie następnych zastosowań bodźca różnicowego (5 na sek.) występuje podobny obraz czynności bioelektrycznej mózgu, z tym, że obserwuje się wyraźny odruchowy wzrost napięcia izometrycznego mięśni w prawej tylnej kończynie.

Uwarunkowany wzrost napięcia występuje z dwusekundowym opóźnieniem ale równocześnie z pojawieniem się w analizatorze kinestetycznym fal o częstotliwości bodźca warunkowego. W 10 minut później wykonano zwykłe połączenie bodźca warunkowego z bezwarunkowym wzmocnieniem. Wystąpiła wyraźna, aczkolwiek opóźniona o 1 sekundę, mięśniowa reakcja odruchowo-warunkowa z występowaniem wodzenia w analizatorach kinestetycznych (ryc. 9).

Kilka dalszych zastosowań różnicowego bodźca świetlnego (5 na sek.) powodowało wygaszanie na ten bodziec mięśniowej reakcji odruchowo-warunkowej z występowaniem zakłóconego wodzenia o częstotliwości bodźca warunkowego (ryc. 10).

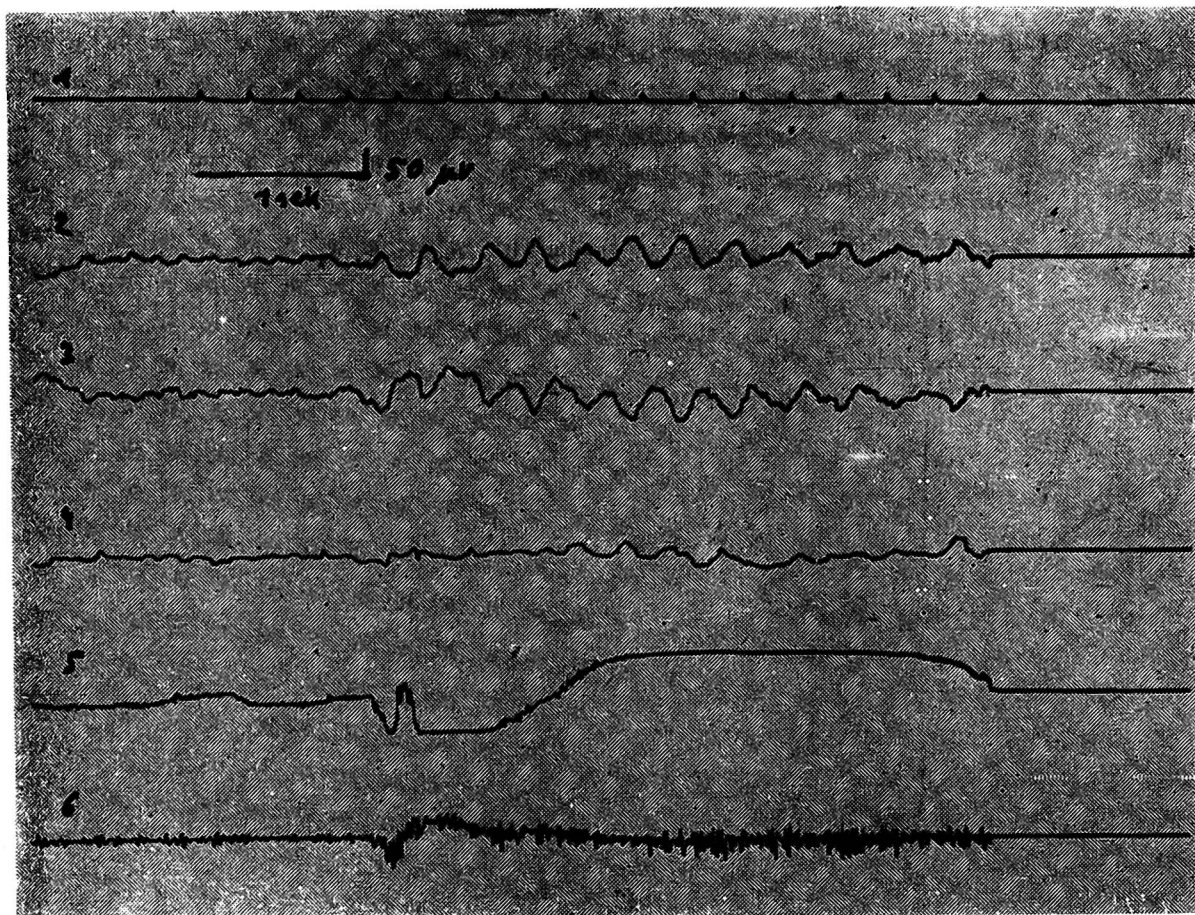
#### OMÓWIENIE WYNIKÓW

Przyczyny występowania i znikania wodzenia w różnych analizatorach i fazach tworzenia się związku czasowego są niewątpliwie różne.

W pierwszym stadium wodzenie w korze potylicznej jest znanym zjawiskiem bezwarunkowego działania rytmicznych bodźców świetlnych na korę wzrokową. W stadium tym bodziec warunkowy spełnia rolę bodźca bezwarunkowego dla kory wzrokowej.

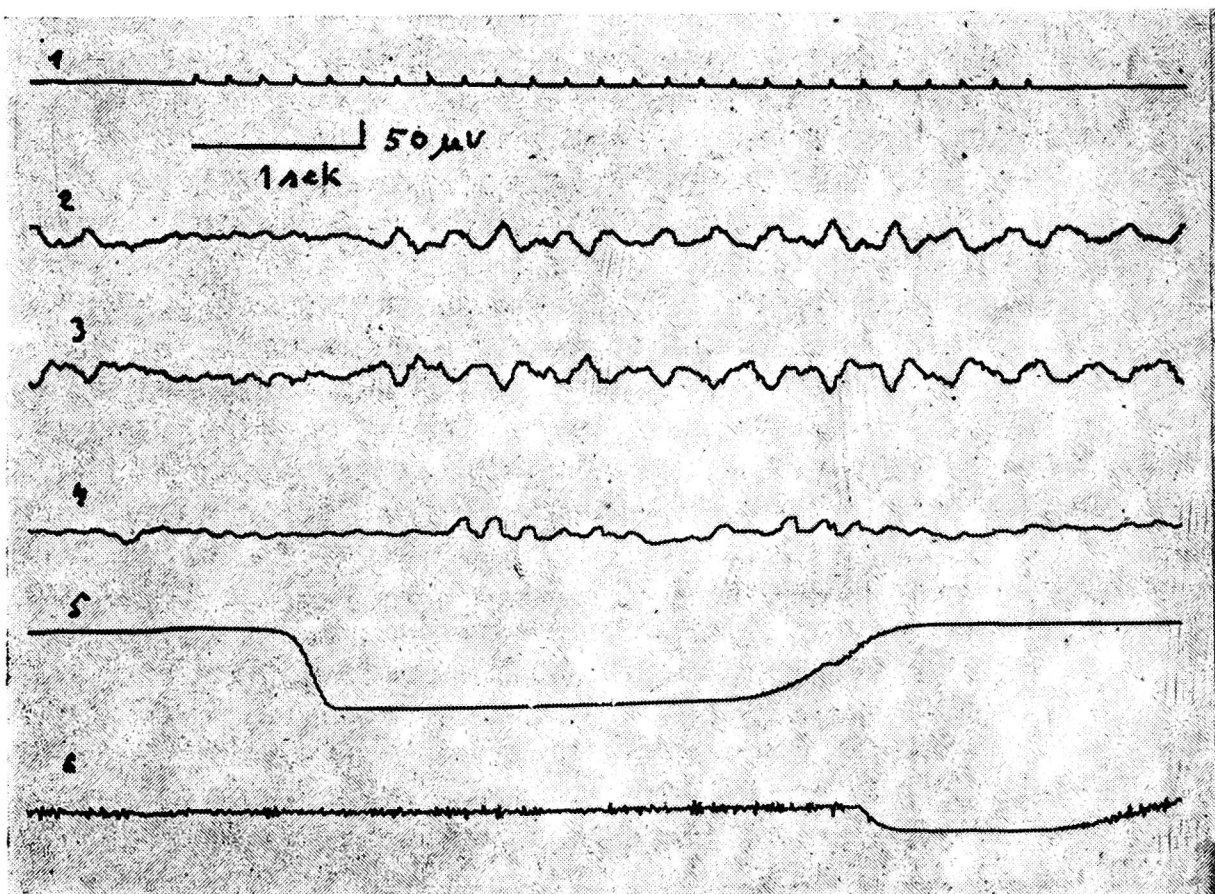
W stadium drugim występowanie wodzenia pod wpływem bodźców świetlnych w korze wzrokowej i ruchowej zachodzi prawdopodobnie dzięki temu, że warunkowy bodziec świetlny już na poziomie ciałek kolankowatych bocznych traci swoiste znaczenie. Od ciałek kolankowatych impuls szerzyłyby się nieswoistym układem siateczkowym pnia mózgu, a następnie rozlanym projekcyjnym układem wzgórzowym do całej kory mózgowej.

W tym stadium dokonywałoby się połączenie ośrodka bodźca warunkowego z ośrodkiem bezwarunkowym. Połączenie to zachodzi, jak się wydaje, na drodze podkorowej, a nie korowo-korowej. Przemawia za tym jednoczesność występowania wodzenia, jak również zgodność faz wodzonych rytmów w korze wzrokowej i ruchowej. W wypadku promieniowania pobudzenia z kory wzrokowej do ruchowej należałoby się spodziewać przesunięcia fazy — czego nie obserwujemy.



Ryc. 9. Zwykły bodziec warunkowy o częstotliwości 3,3 na sekundę. Oznaczenia jak poprzednio.

Fig. 9. Common conditioned stimulus of 3.3 per second frequency. Determinations as previously.



Ryc. 10. Bodziec różnicowy o częstotliwości 5 na sekundę po kilkakrotnym zastosowaniu. Oznaczenia jak poprzednio.

Fig. 10. Differential stimulus of 5 per second frequency after using it several times. Determinations as previously.

Koncentracja wodzenia w lewym analizatorze kinestetycznym w trzecim stadium — utrzymuje się prawdopodobnie dzięki swoistemu projekcyjnemu układowi wzgórzowemu i ognisku dominanty w tej okolicy kory. Wodzenie byłoby tu wyrazem uwarunkowania pobudzenia kinestetycznego tzn. świetlny bodziec warunkowy wywoływałyby uwarunkowane pobudzenie w części odbiorczej okolicy czuciowo-ruchowej. Natomiast kinestetyczne bodźce powstające w czasie uwarunkowanych ruchów zginania i prostowania kończyny — wywołują pobudzenie bezwarunkowe — rodzaj desynchronizacja — co jest równoznaczne z zanikaniem wodzenia.

Ciągłe bodźce różnicowe (świetlne i dźwiękowe) wywołując reakcję ogólną zależną od działania nieswoistego układu siateczkowatego pnia mózgu i rozlanego projekcyjnego układu wzgórzowego wywołują początkowo rozlane pobudzenie w całej korze (silny bodziec dźwiękowy) z uogólnioną reakcją mięśniową. W miarę stosowania tych bodźców reakcja ta stawała się coraz bardziej ograniczona — co zależne było prawdopodobnie od działania nieswoistego rozlanego układu wzgórzowego, a następnie wygasła — a więc była odróżnicowana, co zależne było prawdopodobnie od czynności korowej. Za tego rodzaju przypuszczeniem przemawia brak wodzenia rytmu w analizatorze kinestetycznym w czasie działania wspomnianych bodźców ciągłych tzn., że wodzenie w tym analizatorze jest korową reakcją wysoce specyficzną i trudną do wywołania bodźcem tak różnym jak bodziec ciągły (świetlny czy dźwiękowy). Wynikałoby z tego, że różnicowanie bodźców ciągłych od rytmicznych jest u królika stosunkowo łatwe.

Różnicowanie rytmicznych bodźców świetlnych o różnej częstotliwości jest znacznie bardziej złożone. Występuje tu kilka zjawisk: 1) bodziec świetlny różnicowy wywołuje początkowo 1—2-sekundową depresję czynności podstawowej w analizatorze bodźca bezwarunkowego, po czym pojawia się rytm o częstotliwości bodźca warunkowego, 2) różnicowy bodziec świetlny ma bezwarunkowe działanie na analizator wzrokowy, tj. pojawia się w nim wodzenie odpowiadające jego własnej częstotliwości, 3) bodziec różnicowy nie wywoływał ruchowej reakcji odruchowo-warunkowej, występował natomiast i utrzymywał się bardzo długo, odruchowo-warunkowy wzrost napięcia izometrycznego w prawej tylnej kończynie.

Ad 1 i 2. Obserwacje te wskazywałyby, że bodziec różnicowy posiada podwójne znaczenie dla ośrodkowego układu nerwowego. Po pierwsze, dopóki jest nieodróżnicowany, działa jako bodziec warunkowy wywołując uwarunkowaną odpowiedź w analizatorze bodźca bezwarunkowego (analizator kinestetyczny). Po drugie działa jednocześnie jako bodziec bezwarunkowy na analizator bodźca warunkowego (analizator wzrokowy), wywołując w nim właściwe sobie wodzenie rytmu o częstotliwości 5 na sek.

Ad 3. Wyjaśnienie trzeciego faktu, gdyby potwierdziło się w dalszych badaniach mogłoby wskazywać, że istnieją różne mechanizmy odruchowo-warunkowe w ośrodkowym układzie nerwowym dla napięć fazowych (izometrycznych) i tonicznych.

Dla wystąpienia ruchowego odruchu warunkowego konieczny byłby bardziej swoisty bodziec — zbliżony do bodźca warunkowego; natomiast dla wystąpienia uwarunkowanego napięcia izometrycznego mogą być bardzo różne i odmienne bodźce w stosunku do bodźca warunkowego.

Pierwsza reakcja — ruchowa — ma charakter bardziej swoisty, druga natomiast — mięśniowa — mniej swoisty, bardziej uogólniony zależny prawdopodobnie od nieswoistych układów: siateczkowego śródmózgowia oraz rozlanego projekcyjnego układu wzgórzowego.

Dalsze badania, mające na celu wyłączenie znaczenia samego rytmu jako bodźca — niezależnie od jego rodzaju — pozwolą bliżej wnikać w sygnalizowane tu fakty oraz podjąć próbę udowodnienia wysuwanych hipotez.

Ю. Майковски

## ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАФИЧЕСКИЕ (ЭЭГ) И ЭЛЕКТРОМИОГРАФИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОЦЕССА ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

### С о д е р ж а н и е

Автор представляет продолжение своих исследований защитного двигательного условного рефлекса (ЭДУР). Условным раздражителем является ритмический световой импульс (3,3 на секунду), безусловным подкреплением прерываемый электрический ток той же частоты, что условный импульс. Безусловный раздражитель применяем на правую заднюю ногу кролика. Техника и методика этих исследований подробно изложена в публикации „EEG and EMG of motor conditioned reflexes after paralize of muscles with curare“ EEG Journal 1958.

В процессе возникновения ЭДУР на ритмический световой импульс автор различает три стадии образования рефлекса и четвертую уже возникшего условного рефлекса. Вкратце это следующие стадии: 1) стадия концентрации вождения ритма в анализаторе условного импульса — зрительный анализатор (рис. 1). Автор высказывает мнение, что в этой стадии условный импульс (световой блеск) вызывает безусловную типическую реакцию в зрительном поле; еще не наблюдается связь между корковыми центрами условного и безусловного рефлекса. 2) Стадия генерализации „вождения“ ритма; „вождение“ выступает в обоих анализаторах кинестетических и зрительных (рис. 2). В этой стадии начинается уже функциональная связь обоих корковых центров условного и безусловного рефлекса. Автор высказывает мнение, что эта связь выступает в подкорковом уровне, при участии ретикулярной системы промежуточного мозга, а вероятно также и бугровой проекционной системы. 3) Стадии концентрации „вождения“ ритма в анализаторе безусловного рефлекса, а именно в левом кинестетическом анализаторе (рис. 3). Автор высказывает мнение, что эта стадия выступает главным образом благодаря возникновению доминантного центра в корковом поле кинестетического анализатора. В этой стадии „вождение“ было бы обусловлено реакцией кинестетического анализатора на ритмический световой импульс, который в процессе образования условного рефлекса постоянно подкрепляется безусловными кинестетическими импульсами, возникающими во время сгибания и разгибания конечности, вызванных ритмическими электрическими раздражителями. 4) Стадия уже выработанного условного рефлекса, в которой одновременно с выступлением движения исчезает „вождение“ в кинестетическом анализаторе (рис. 4). Исчезновение „вождения“ становится ответом моторной коры на безусловную кинестетическую аферентацию, аналогично к реакции задерживания в оптическом поле. Автор подчеркивает, что обусловленный подъем изометрического напряжения не вызывает исчезновения „вождения“.

После того, как образовался ЭДУР применялись неподкрепленные дифференциальные, а именно непрерывный, постоянный раздражитель световой или звуковой (тихий зуммер, громкий звонок, а также ритмический световой раздражитель частоты 5 на сек.

Постоянный, непрерывный световой раздражитель (белый и красный свет) во время первого применения вызывал незначительную депрессию биоэлектрической активности мозга, а также след мышечных потенциалов в ЭМГ; однако иногда не отмечалось никакой реакции. После нескольких повторений в ЭЭГ и ЭМГ исчезли всякие видимые изменения.

Звуковой раздражитель, а именно очень тихий зуммер аналогично световому импульсу, вызывал похожие реакции, с той только разницей, что ориентировочная реакция исчезала после первого раздражения.

Громкий звонок во время первого применения вызывал бурную обобщенную двигательную реакцию, которой сопутствовали изменения в ЭЭГ (рис. 6). Отмечено выступание скорых волн с низким амплитудом вместо медленных волн ряда  $\delta$ .

После нескольких дальнейших раздражений обобщенная реакция исчезла, однако очень долго удерживалась, хотя постепенно слабея, мышечная условнорефлекторная реакция, а именно в моменте действия звонка возникали в правой задней конечности функциональные мышечные потенциалы, являющиеся доказательством увеличения изометрического напряжения (рис. 7). Не отмечено зато „вождения“ ритма в левом кинестетическом анализаторе, как это наблюдалось во время действия условного импульса. Автор высказывает мнение, что так обобщенная реакция, как и ответная мышечная реакция правой задней конечности зависят от возбуждающей ретикулярной системы мозгового ствола и бугровой проекционной системы.

Отсутствие „вождения“ в кинестетическом анализаторе во время действия звукового раздражителя является доказательством отличия этого раздражения от ритмического светового раздражения.

Гораздо более сложные реакции получены во время действия ритмического светового раздражителя.

Здесь можно выделить три явления: 1) отличительный световой импульс (5 на сек.) сначала вызывает в кинестетическом анализаторе 1—2 секундную депрессию основной деятельности, а затем возникновение в этом анализаторе ритма частоты условного импульса (3,3 на сек.); 2) дифференцировочный световой импульс вызывает безусловное действие на зрительный анализатор, где образуется еле заметное „вождение“. 3) отличительный импульс не вызывает двигательной условнорефлекторной реакции; зато выступает мышечная условнорефлекторная реакция в правой задней конечности (рис. 8).

Что касается двух первых явлений, то полученные факты указывают на то, что дифференцировочный раздражитель играет двойную роль, а именно: а) неотдифференцированный раздражитель имеет действие условного раздражителя, вызывающего обусловленную ответную реакцию в анализаторе безусловного импульса („вождение“ ритма частоты 3,3 в сек.), а также ответную мышечную реакцию в правой нижней конечности; б) одновременно является он безусловным раздражителем для анализатора условного раздражения (зрительный анализатор), вызывая в последнем свойственное ему „вождение“ ритма 5 на сек.

Что же касается третьего явления, то возникновение во время действия дифференцировочного раздражения одних лишь обусловленных мышечных потенциалов может быть доказательством существования двух разных условнорефлекторных механизмов для изотонических и изометрических мышечных сокращений.

Условная двигательная ответная реакция на условный раздражитель частоты 3,3 в сек. является более специфичной, а мышечная реакция — более обобщенной.

J. Majkowski

## INVESTIGATIONS ON THE EEG AND EMG PICTURES OF DIFFERENTIATION OF CONDITIONED REFLEXES

### Summary

The author presents the continuation of studies on the defensive motor conditioned reflex (DMCR). The rhythmic light stimulus (3.3 per sec) is the conditioned stimulus and the interrupted electric current of the same frequency as conditioned stimulus is unconditioned strengthening. Unconditioned strengthening is employed on the right hind paw of the rabbit. The technique and the method of these studies had been discussed in detail in the work entitled „EEG and EMG of motor conditioned reflexes after paralysis of muscles with curare“ (EEG Journal, 1958).

In the process of establishment DMCR in response to the rhythmic light stimulus the author differentiates three stages of reflex formation and the fourth the already formed conditioned reflex. In short the stages are as follows: 1) concentration stage of leading rhythm in the analyzer of conditioned stimulus — visual analyzer (fig. 1). The author is of the opinion that in this stage the conditioned stimulus (light flickers) causes unconditioned specific response in the vision field; no connection, as yet, is observed between the cortex center of the conditioned and unconditioned stimulus. 2) generalization stage of leading rhythm; leading appears in both kinesthetic and visual analyzers (fig. 2). In this stage there is functional connection of both cortex centers of conditioned and unconditioned stimulus. The author is of the opinion that this connection takes place on the subcortical level due to the unspecific reticular system of the mesencephalon and probably due to diffuse thalamic projecting system. 3) concentration stage of leading rhythm in the unconditioned stimulus analyzer, i. e. in the left kinesthetic analyzer (fig. 3). The author is of the opinion that this stage arises mainly due to the formation of the dominant focus in the cortex field of kinesthetic analyzer where the impulses travels by way of unspecific systems. Leading in this stage would be a conditioned response of the kinesthetic analyzer to the rhythmic light stimulus which is constantly strengthened in the process of formation of the conditioned reflex by the unconditioned kinesthetic stimuli arising during movements of bending and straightening of a limb under the influence of rhythmic electric stimuli. 4) The stage of already formed conditioned reflex in which simultaneously with the appearance of movement the leading in the kinesthetic analyzer disappears (fig. 4). The disappearance of leading is the response of the motor cortex to the unconditioned kinesthetic afferentation analogic to the reaction of arrest in the vision field. The author emphasises that the conditioned increase of isometric tension does not cause disappearance of leading.

After the formation of DMCR differential not strengthened stimuli were employed. These were uninterrupted, continuous light or sound stimulus (soft hummer, loud bell) and rhythmic light stimulus of 5 per sec. frequency.

Continuous, uninterrupted light stimulus (white and red light) during the first application caused a slight depression of the bioelectric activity of the brain and EMG, sometimes, however, no reaction could be noted. After several repetitions any of the visible changes disappeared in the EEG and EMG picture (fig. 5).

Sound stimulus, a very quiet hummer, similarly as light stimulus brought about similar changes but the orientation reaction disappeared after the first stimulus. A loud bell during the first application caused a violent generalized motor reaction which was accompanied by the changes in EEG (fig. 6). The appearance of rapid waves of low amplitude in place of free waves of theta row were noted. After the next several stimuli the generalized reaction disappeared but the reflex-conditioned

muscular reaction, however, persisted very long, i. e. with the moment of the action of the bell there appeared functional muscular potentials in the right hind limb proving the increase of isometric tension (fig. 7). No leading of the rhythm was observed in the left kinesthetic analyzer as during the action of conditioned stimulus. The author is of the opinion that both the generalized reaction as well as the muscular response in the right hind limb are dependent on the stimulating reticular system of the trunk of the brain and the projecting diffuse thalamus system.

The absence of leading in the kinesthetic analyzer during the action of the acoustic stimulus speaks of differentiation of this stimulus from the rhythmic light stimulus.

Much more complex responses were obtained when employing rhythmic light stimulus of 5 per sec. frequency.

Three phenomena may be isolated here: 1) differential light stimulus (5 per sec.) causes at the beginning 1—2 seconds depression of basic function in the kinesthetic analyzer then appears the rhythm of conditioned stimulus frequency (3.3 per sec.) in the said analyzer; 2) differential light stimulus causes unconditioned action on the visual analyzer where trace leading of 5 per sec. frequency appears; 3) differential stimulus does not cause reflex-conditioned motor reaction; there appears, however, reflex-conditioned muscular reaction in the right hind limb (fig. 8).

Ad 1 and 2. The data point to the fact that the differential stimulus plays a double role for the central nervous system: 1) undifferential stimulus acts as a conditioned stimulus causing conditioned response in the analyzer of unconditioned stimulus (leading of 3.3 per sec. frequency) and muscular response in the right hind limb; 2) at the same time it acts as an unconditioned stimulus on the analyzer of conditioned stimulus (sight analyzer) causing in it specific leading of rhythm 5 per sec.

Ad 3. The appearance during the action of the differential stimulus of only conditioned functional muscular potentials may speak of the fact that there exist two different reflex-conditioned mechanisms for isotonic and isometric contractions.

Motor conditioned response to conditioned stimulus of 3.3 per sec. frequency is more specific while the muscular reaction is more generalized. The latter may appear even under the influence of stimuli markedly differing from a conditioned stimulus and is dependent most probably on the unspecific stimulating systems.

## PIŚMIENNICTWO

1. *Anochin*: 1957 doniesienie osobiste. — 2. *Galambos R., Sheatz G., Vernier V.*: Science, 1956, 123, 376—377. — 3. *Green J., Adey W.*: EEG Clin. Neurophysiol., 1956, 8, 245—262. — 4. *Hernandez-Peon R.*: Discussion. Fourth Intern. Congress of EEG and Clin. Neurophysiol. Brussel 1957. — 5. *Hernandez-Peon R., Scherrer H., Jouvret M.*: Science, 1956, 123, 331. — 6. *Hernandez-Peon R., Scherrer H.*: Proc. Amer. Soc. Exp. Biol., 1956, 14, 53. — 7. *Jasper H.*: EEG and Clin. Neurophysiol., 1949, 1, 405. — 8. *Jouvret M., Hernandez-Peon R.*: EEG Clin. Neurophysiol., 1957, Suppl. 6, 39—49. — 9. *Knipst J.*: Trudy Inst. Wyssh. Nerwn. Dejatel., 1955, 1, 294. — 10. *Lantew J.*: Problemy wyssh. Nerwn. Dejat. Moskwa 1948, 147—162.
11. *Lantew J.*: Problemy wyssh. Nerwn. Dejat. Moskwa 1949, 208—214. — 12. *Liwanow N.*: Nauka I. P. Pawłowa w teoretycznej i praktycznej medycynie. Warszawa 1953, PZWL. — 13. *Liwanow N., Ananiew W.*: Fizjoł. Żurn. SSSR, 1955, 41, 461—469. — 14. *Liwanow N., Riabinowskaja A.*: Fizjoł. Żurn. SSSR, 1947, N-5, 532—534. — 15. *Lisak K., Grastyan E.*: Fourth Intern. Congress of EEG and Clin. Neurophysiol. Brussel 1957. — 16. *Majkowski J.*: Neurol. Neurochir. i Psychiatria Polska, 1955, 5, 229—241. — 17. *Majkowski J.*: Fourth Intern. Congress of EEG and Clin. Neurophysiol. Brussel 1957. — 18. *Majkowski J.*: Acta Physiol. Polon., 1957, Nr 3—3a. — 19. *Majkow-*



ski J.: EEG Journ., 1958 (w druku). — 20. Majkowski J.: Polsko-czeskie Sympozjum Elektroencefalograficzne. Kraków 1958.

21. Morrell F.: Fourth Intern. Congress of EEG and Clin. Neurophysiol. Brussel 1957. — 22. Morrell F., Jasper H.: EEG Clin. Neurophysiol., 1956, 8, 201—215. — 23. Morrell F., Ross M.: Arch. Neurol. a Psych., 1953, 70, 611—616. — 24. Naumowa T.: Fizjoł. Żurn. SSSR, 1956, 42, 695—703. — 25. Naumowa T.: Fizjoł. Żurn. SSSR, 1956, 42, 361—371. — 26. Nowikowa A., Farber D.: Fizjoł. Żurn. SSSR, 1956, 42, 341—350. — 27. Nowikowa A., Rusinow W., Siemiochina A.: Żurn. Wyssz. Nerwnoj Dejat., 1952, 2, 844—861. — 28. Rusinow W., Smirnow G.: EEG and Clin. Neurophysiol., 1957, Suppl. 6, 10—23. — 29. Yoshi N.: EEG Clin. Neurophysiol., 1957, 6, 75—88. — 30. Yoshi N., Provot H., Gastaut H.: EEG and Clin. Neurophysiol., 1956, 8, 720.

31. Yoshi N., Matsumoto J., Hori Y.: Fourth Intern. Congress of EEG and Clin. Neurophysiol. Brussel 1957.

Otrzymano dnia 7. VII. 1958 r.