

УДК 612.825.261

А. Є. Корольова, Є. А. Машин

ВПЛИВ ЗРУЙНУВАННЯ МЕДІАЛЬНОГО ТАЛАМУСА НА КОРОТКОЧАСНУ ПАМ'ЯТЬ У СОБАК

Численними дослідженнями показано, що видалення лобних відділів мозку веде до порушення короткочасної пам'яті у тварин [2, 6, 7, 10, 13]. В літературі є дані про тісний зв'язок передніх відділів мозку з неспецифічними ядрами медіального таламуса [1, 4, 5, 9, 11, 12, 14]. Проте відомостей про вплив зруйнування ядер медіального таламуса на короткочасну пам'ять нема.

Ми вивчали короткочасну пам'ять у собак із зруйнованими ядрами медіального таламуса при зоровому сприйманні місця розташування їжі.

Методика досліджень

Ми користувалися методикою Бериташвілі [3], яка полягає в тому, що собаці, який знаходиться в зачиненій клітці, на відстані не менше 1 м, показували миску з м'ясом, а потім на виду у нього ставили миску за одну з трьох ширм, розставлених по кімнаті на відстані 3,5; 4 і 3,5 м (див. рисунок).

Через деякий час (2; 10; 30 і 60 хв) собаку випускали з клітки і давали можливість знайти, де розташована їжа. Реакцію вважали вірною, якщо, незважаючи на відстрочку, собака йшов туди, де розташована їжа, без попередніх пошукових рухів. Миску з м'ясом ставили на виду у собаки за різними ширмами в нерегулярній послідовності. Кількість м'яса, що знаходилось у мисці, становила 25—30 г. Дослід проводився один раз на день. Експерименти проведені на чотирьох собаках з різними пошкодженнями медіального таламуса, через один — дев'ять місяців після операції. Зруйнування ядер медіального таламуса здійснювали електролітичним методом двосторонньо, за координатами, вказаними у таблицях Могилевського [8]. Сила струму 10 ма, тривалість дії для кожної з точок введення електрода — 60 сек.

Всі оперовані собаки до моменту дослідження були соматично здорові. Для контролю проведені дослідження на трьох інтактних собаках.

Результати досліджень

Собака Ририк. Безпородний самець віком близько трьох років. В приміщенні природного експерименту до операції відзначалася пасивно-захисна поведінка. 17.V 1973 р. проведено електролітичне зруйнування ядер медіального таламуса. З медіальної групи ядер справа і зліва майже повністю зруйновані медіальне дорсальне, центральне латеральне і парацентральне ядра. Частково зруйновано парафасцикулярне ядро. З ядер середньої лінії майже повністю зруйноване центральне медіальне ядро, більша частина ромбовидного ядра, повністю зруйноване заднє паравентрикулярне ядро (табл. 2).

Дослідження розпочато через 118 днів після операції.

Як видно з табл. 1, з десяти дослідів з відстрочкою 60 хв тільки в одному собака вірно обрав ширму, за якою знаходилась їжа. У перших трьох дослідах, випущений з клітки, він хаотично бігав по кімнаті, не прямуючи до ширми. У дальших дослідах тварина шукала їжу за ширмами, але в більшості випадків вона обирала ті ширми, за якими знаходилось м'ясо у попередніх дослідах. Починаючи з восьмого досліду,

собака в усіх випадках обирав ширму № 2, незалежно від того, за якою ширмою знаходилась принада у попередніх дослідах.

Скорочення часу відстрочки до 30 хв істотно не позначилося на кількості помилок. В усіх випадках помилки мали характер персеверацій: незалежно від місця розташування їжі тварина уперто обирала ширму № 2. Дослідження із 10 хв відстрочкою було перерване у зв'язку з тим, що у собаки почались епілептичні припадки. 8. II 1974 р. він загинув у стані епілептичного статусу.

С о б а к а Б у я н. Безпородний самець віком близько трьох років. У приміщенні природного експерименту до операції дуже активний.

28.II 1974 р. здійснене електролітичне зруйнування ядер медіального таламуса. З медіальної групи ядер повністю зруйновано парафасцикулярне ядро справа, зліва — зачеплено його верхню частину. Зліва частково зруйноване центральне латеральне ядро. Медіальне дорсальне ядро: справа незначне пошкодження у верхній і нижній частині, зліва — зруйновано близько половини ядра в середній і нижній частині. З ядер середньої лінії майже повністю зруйновані центральне медіальне і ромбовидне ядра (табл. 2). Дослідження розпочате через 32 дні після операції.

64	$\frac{B}{65}$	66	$\frac{67 \quad 68}{K}$		$\frac{B}{69}$	70
57	58	59	60	61	62	63
50	51	52	53	54	55	56
43	44	45	46	47	48	49
36	37	38	39	40	41	42
$\frac{III1}{29}$	30	31	32	33	34	$\frac{III3}{35}$
22	23	24	25	26	27	28
15	16	17	$\frac{III2}{18}$	19	20	21
8	9	10	11	12	13	14
$\frac{II1}{1}$	$\frac{B}{2}$	3	$\frac{4 \quad 5}{CE}$		$\frac{B}{6}$	7

Обстановка досліду.

Велика експериментальна кімната 7×4,9 м. III — ширми 1, 2, 3, які розставлені на відстані 3,5; 4 і 3,5 м від клітки і на 2,8 м одна від іншої. K — клітка, CE — стіл експериментатора, Дв — двері, B — вікно.

Як видно з табл. 1, кількість помилок при 60 хв відстрочки у цього собаки не відрізнялась від інтактних тварин. Собака у першому ж досліді вірно обрав ширму № 1, за якою знаходилась їжа. У дальших дослідах при невірному виборі тварина найчастіше прямувала до цієї ширми. На відміну від інтактних тварин, кількість помилок при 30 хв відстрочки у собаки не зменшилась. Помилки носили характер персеверацій: тварина в більшості дослідів з невірним вибором прямувала до ширми № 2, в деяких випадках — до ширми № 1, якщо за нею знаходилось м'ясо у попередньому досліді.

При 10 хв відстрочки кількість помилок також не зменшилась і значно перевищувала спостережувану у інтактних тварин. У більшості дослідів з невірним вибором ширми тварина прямувала до ширми № 3, при 5 хв відстрочки кількість помилок різко зросла. У восьми з дев'яти випадків з помилковим вибором собака обирав ширму № 3.

При 2 хв відстрочки кількість помилок трохи зменшилась. Поряд з помилковим вибором ширми № 3 у деяких дослідах тварина невірно обирала ширму № 2.

Отже, незважаючи на скорочення часу відстрочки, в міру збільшення кількості дослідів число помилок у цього собаки не зменшилось, а при 5 хв відстрочки — навіть збільшилось. Мабуть, збільшення кількості помилок пов'язане із наростаючими явищами персеверації.

Таблиця 1
Короткочасна пам'ять на зорове сприймання розташування їжі у собак із зруйнованими ядрами медіального таламуса

Кличка собаки	Відстрочка у хв																Примітка									
	60				30				10				2					10								
	Пр		НР		Пом		Пер		Пр		НР		Пом		Пер			Пр		НР		Пом		Пер		
	Пр	НР	Пр	НР	Пр	НР	Пр	НР	Пр	НР	Пр	НР	Пр	НР	Пр	НР		Пр	НР	Пр	НР	Пр	НР	Пр	НР	
Рижик	10	1	9	3	10	3	7	6	5	3	2	0														
Дружок	10	2	8	5	10	6	4	3	10	4	6	4	10	4	6	5	10	2	8	7	10	3	7	6	через 6 місяців після операції	
Буян	10	4	6	5	10	4	6	5	10	4	6	5	10	1	9	9	10	4	6	5	10	3	7	6	через 9 місяців після операції	
Каштан	10	4	6	5	10	6	4	5	10	7	3	2	10	8	2	1	10	9	1	1						
Інтактні собаки																										
Білий	10	4	6	5	10	6	4	3	10	10	0	0	10	9	1	0	10	7	3	2						
Рижий	10	2	8	7	10	7	3	3	10	10	0	0	10	6	4	1	10	8	2	2						
Чорний	10	3	7	6	10	6	4	3	10	8	2	2	10	9	1	1	10	10	0	0						

Загальна кількість: Пр—проб; ПР—правильних реакцій; НР—неправильних реакцій; Пом Пер—помилки за типом персевераций.

Таблиця 2
Об'єм зруйнувань у різних ядрах медіального таламуса у оперованих собак

Кличка собаки	Медіальна група ядер				Ядра середньої лінії					
	md	prf	cnl	pcp	rhm	cpm	rev	prr	commis	
Рижик	80 %	10 %	80 %	80 %	80 %	80 %	—	50%	—	
Дружок	—	90 %	—	50 %	90 %	90 %	справа 60 % зліва 0 %	—	—	
Буян	справа 20 % зліва 40 %	справа 100 % зліва 5 %	справа 0 % зліва 30 %	—	80 %	80 %	—	—	—	
Каштан	справа 0 % зліва 10 %	справа 5 % зліва 0 %	5 %	—	5 %	10 %	—	—	—	

У дослідах з 10 хв відстрочкою, проведених через дев'ять місяців після операції, кількість помилок у собаки не зменшилась. У більшості дослідів з невірним вибором він, як і раніше, прямував до ширми № 3.

С о б а к а Д р у ж о к. Безпородний самець віком близько двох років. У приміщенні природного експерименту до операції активний. 23.V 1975 р. здійснене електролітичне зруйнування ядер медіального таламуса. З медіальної групи ядер справа і зліва майже повністю зруйноване парафасцикулярне ядро і близько половини об'єму парацентрального ядра. З ядер середньої лінії майже повністю зруйновані центральне медіальне і ромбовидне ядра. Справа — більша частина реуніального ядра (табл. 2).

Дослідження розпочато через 32 дні після операції.

Як видно з табл. 1, при 60 хв відстрочці кількість помилок у цього собаки не відрізнялась від інтактних тварин. Після хаотичного переміщення по експериментальній кімнаті у першому досліді, починаючи з другого досліді, собака, випущений з клітки, прямував до ширм. Але у другому і третьому досліді вибір ширм був невірним: замість ширми № 3 у другому досліді і ширми № 2 у третьому, він обирав відповідно ширму № 2 і ширму № 1. Починаючи з шостого досліді, після вірного вибору ширми № 1 у п'ятому, тварина уперто обирала цю ширму в усіх наступних дослідіх.

При 30 хв відстрочці кількість помилок у собаки зменшилась удвоє і також не відрізнялась від спостережуваної у інтактних тварин. У більшості дослідів з невірною реакцією він прямував до ширми № 1.

На відміну від інтактних тварин, у яких кількість помилок при 10, 5 і 2 хв відстрочках різко зменшилась, число помилок у цього собаки зросло. У більшості випадків з невірним вибором він прямував до ширми № 1.

Як і в попереднього собаки, помилки носили характер грубих персеверацій і виявлялись у тому, що собака уперто прямував до однієї і тієї ж ширми, незважаючи на те, що принади за нею не ставили.

У дослідіх з 10 хв відстрочкою, проведених через шість місяців після операції, кількість помилок не зменшилась. У всіх випадках з невірним вибором тварина, як і раніше, прямувала до ширми № 1.

С о б а к а К а ш т а н. Безпородний самець віком близько чотирьох років. В приміщенні природного експерименту до операції активний. 11.V 1974 р. здійснене електролітичне зруйнування ядер медіального таламуса зліва. 24.V 1974 р. проведено повторну операцію — зруйнування ядер медіального таламуса справа.

При морфологічному дослідженні виявлено, що в групі медіальних ядер таламуса справа відзначаються точечні зруйнування у ділянці парафасцикулярного ядра. Зліва зруйновано близько 10% об'єму медіального дорсального ядра. З ядер середньої лінії зруйновано близько 10% об'єму центрального медіального ядра. Зачеплено ромбовидне ядро (табл. 1). Дослідження розпочате через 110 днів після операції.

Як видно з табл. 1, при 60 хв відстрочці кількість помилок у собаки не відрізнялась від спостережуваної у інтактних тварин. Як і у інтактних собак, при скороченні часу відстрочки до 30; 10; 5; 2 хв кількість помилок зменшилась. Явища персеверації були виражені нерізно і проявлялись у одній-двох невірних побіжках до якоїсь ширми після її підкріплення у попередньому досліді.

Обговорення результатів досліджень

З наведених даних випливає, що у тварин із зруйнуванням у ділянці медіального таламуса (ядер середньої лінії і медіальної групи ядер) спостерігаються грубі порушення відстрочених реакцій при зоровому сприйманні розташування їжі.

Найбільша кількість помилок при 60 і 30 хв відстрочках спостерігалась у собаки Рижика, в якого була зруйнована більша частина ядер середньої лінії (*rhм, сnт, reu*) і медіальної групи (*md, cnl. рсп, частково рrf*). Велика кількість помилок відзначалась і у собаки Дружка, в якого зруйновано більшу частину ядер середньої лінії (*rhм, сnт* та більша частина *reu* справа) і деякі ядра медіальної групи (майже повністю *рrf*, 50% — *рсп*). Значно зруйновані ядра середньої лінії і у собаки Буяна (більша частина (*rhм* і *сnт* ядер), тоді як у ядрах медіальної групи об'єм зруйнування набагато менший, ніж у собаки Дружка (*рrf* тільки справа, *cnl* частково зліва, *md* — частково зліва і справа).

Порушення відстрочених реакцій у цього собаки були такими ж грубими.

У собаки Каштана, у якого зруйнування у ядрах середньої лінії і медіальної групи були незначними (*rhм, сnт, cnl* — 5% об'єму ядра, *md* — 10%), істотних відхилень у перебігу відстрочених реакцій не відзначалось.

Отже, порушення короткочасної пам'яті було виражене тим більше, чим значніше був об'єм зруйнування.

Слід відзначити, що у собаки з невеликими зруйнуваннями в ядрах медіальної групи і значними — в ядрах середньої лінії порушення короткочасної пам'яті були виражені так само різко, як і у собак із значними зруйнуваннями в обох групах ядер.

Можна припустити, що ядра середньої лінії відіграють більш важливу роль у забезпеченні цієї функції.

З наших даних випливає, що, незважаючи на значну кількість помилкових реакцій у оперованих тварин, в деяких дослідах вірний вибір вдавалося одержувати при 30 і навіть при 60 хв відстрочці. Отже, порушення короткочасної пам'яті при зруйнуванні ядер медіального таламуса не пов'язане з повним зникненням її слідів. Очевидно, при зруйнуванні ядер медіального таламуса шляхи, по яких відбувається реверберація збудження, що лежить в основі короткочасної пам'яті, не перериваються, а рівень слідового збудження значно знижується.

Як видно з наведених даних, помилкові реакції, спостережувані у оперованих тварин, здебільшого мали характер персеверацій. Явища персеверацій проявлялися в тому, що після правильного вибору ширми, за якою знаходилась принада, у наступних дослідах, незалежно від місця розташування принади, тварина найчастіше прямувала до цієї ширми. Очевидно, при низькому рівні слідового збудження, яке лежить в основі короткочасної пам'яті, умовна реакція на вид і місце розташування ширми, за якою тварина одержала підкріплення в попередньому досліді, загальмовує сліди короткочасної пам'яті за механізмом зовнішнього гальмування.

Той факт, що собака на протязі багатьох дослідів обирає одну й ту ж ширму, незважаючи на відсутність підкріплення, свідчить про слабкість згасального гальмування у оперованих тварин.

Як показали досліди, проведені з тими ж тваринами через шість і дев'ять місяців, помилковий вибір однієї і тієї ж ширми, в основі якого лежить міцна умовна реакція на її вид і розташування, зберігся.

Отже, зруйнування ядер медіального таламуса призводить, переважно, до порушення короткочасної пам'яті, довгочасна ж пам'ять, яка лежить в основі вже вироблених тимчасових зв'язків, уражується меншою мірою.

З літературних даних випливає, що однією з основних функцій медіального таламуса є регуляція тону передніх відділів кори великих півкуль головного мозку [1, 4, 5, 9, 11, 12, 14]. Відомо, що у забезпеченні короткочасної пам'яті велику роль відіграють лобні частки і, зокрема, прореальна звивина [2, 6, 7]. Як впливає з попередніх наших даних [4], ушкодження зовнішніх відділів прореальної звивини (поле F_2 по Адріанову і Мерінг) призводить до різкого зниження короткочасної пам'яті з явищами персеверації, схожого з порушеннями, що виникають у тварин із зруйнованим медіальним таламусом.

Можна припустити, що лобні відділи мозку і медіальний таламус є ланцюгами єдиної системи, що забезпечує рівень слідового збудження в ревербераційних колах.

Висновки

1. У тварин із зруйнованим медіальним таламусом короткочасна пам'ять на зорове сприймання місця розташування їжі порушена.

2. В основі порушення короткочасної пам'яті лежать зниження рівня слідового збудження в ревербераційних колах і явища персеверації.

3. Можна припустити, що серед ядер медіального таламуса головною зоною, що забезпечує рівень слідового збудження в ревербераційних колах при зоровому сприйманні місця розташування їжі, є ядра середньої лінії.

Література

1. Адріанов О. С. Межкортикальные и таламокортикальные отношения в условно-рефлекторной деятельности. Автореф. дис., М., 1963.
2. Бериташвили И. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение, М., 1974, 47—64.
3. Бериташвили И. С., Айвазашвили И. М. О продолжительности краткосрочной памяти у собак в разных условиях опыта.— В кн.: Соврем. пробл. деят. и строения центр. нервн. сист., Тбилиси, 1968, 29—44.
4. Гасто А., Роже А. Участие основных функциональных структур головного мозга в механизме высшей нервной деятельности.— В сб.: Электроэнцефалографич. исслед. высш. нервн. деят., М., 1962, 18—41.
5. Джаспер Г. Г. Современное представление о восходящем активирующем действии ретикулярной системы.— В сб.: Ретикулярная формация мозга, М., 1962, 286—297.
6. Конорски Ю. Интегративная деятельность мозга, М., 1970, 386—397.
7. Корольова А. Є., Фоя Н. М. Про порушення короткострокової пам'яті у собак з пошкодженими лобними ділянками мозку.— Фізіол. журн. АН УРСР, 1973, 19, 3, 305—309.
8. Могилевский А. Я. Стереотаксичний метод в експерименті на собаці.— Фізіол. журн. АН УРСР, 1973, 19, 2, 270—288.
9. Нарикашвили С. П. Взаимодействие между корой больших полушарий и некоторыми подкорковыми образованиями.— В сб.: Соврем. пробл. деят. и строения центр. нервн. сист., Тбилиси, 1968, 128—159.
10. Прибрам К. Современные исследования функций лобных долей у обезьяны и человека.— В кн.: Лобные доли и регуляции психич. процессов, М., 1966, 117—132.
11. Сыренский В. И. Механизмы саморегуляции головного мозга, Л., 1970, 85—129.
12. Dempsey E. W., Morison R. S.— Am. J. Physiol., 1942, 135, 293.
13. Jacobsen C. F. Studies of cerebral function in primates.— Comp. Psychol., 1936, 13, 1—60.
14. Tissot R., Monnier M. Dualité du système thalamique de projection diffuse — EEG a Clin. Neurophysiol., 1959, 11, 4, 675—686.

Відділ патології вищої нервової діяльності
Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця
АН УРСР, Київ

Надійшла до редакції
12.VIII 1975 р.

A. E. Korolëva, E. A. Mashin

EFFECT OF MEDIAL THALAMUS DESTRUCTION
ON SHORT-TIME MEMORY IN DOGS

Summary

It is shown that in dogs with destructions in the region of medial thalamus (nuclei of the centre line and medial group of nuclei) the rough disturbances of short-time memory are observed with optical perception of food location. These disturbances are pronounced greater, the greater the volume of destructions. An assumption is advanced that the brain frontal regions and medial thalamus are the links of a single system which provides the level of trace excitation in the reverberation circles. Among the nuclei of medial thalamus the nuclei of the centre line are the main zone providing the level of trace excitation.

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