. These changes were accompanied by
he mechanical stimulation of the cheek
cid caused opposite changes. Moreover,
e focal potential probably analogous to
ed from the dorsal horn in response to
of bicuculline and gamma-aminobutyric
obtained.

ратуры

ных групп афферентных волокон поясктивного чесания.— Нейрофизиология,

флекс, вызванный аппликацией стрих- 10, № 6, с. 622—625.
та — медиатор торможения. Л. : Нау-

lin B. J., Roberts E. GABAergic terminals in the substantia gelatinosa of p. 35—55.
dies upon spinal presynaptic fibres.—

and facilitation of the scratch reflex (Lond.), 1960, **135**, N 1, p. 35—51.
nents evoked by drugs applied to), 151, p. 502—517.
BA antagonists bicuculline and picro- Brain Res., 1972, **43**, N 1, p. 171—180.

Поступила в редакцию
18.VI 1980 г.

УДК 612.822.3

М. К. Босый, И. М. Давиденко, М. А. Микитенко

ВЛИЯНИЕ РАЗДРАЖЕНИЯ ЗАДНЕГО ОТДЕЛА ГИПОТАЛАМУСА НА СООТНОШЕНИЕ УСЛОВНЫХ И БЕЗУСЛОВНОГО РЕФЛЕКСОВ

Гипоталамус является сложным в анатомическом и функциональном отношении образованием промежуточного мозга. В последние два десятилетия внимание ученых особенно привлекла причастность этой подкорковой структуры к разнообразным поведенческим (мотивационным, условнорефлекторным, эмоциональным) реакциям. Однако вопрос об участии гипоталамуса в условнорефлекторной деятельности до сих пор остается не совсем ясным, а литературные данные по этому вопросу довольно противоречивы. Работами ряда авторов [1, 2, 3, 6, 7, 9, 11, 16] показано, что гипоталамус оказывает активирующее влияние на кору больших полушарий, в основном изменяет ее тонус, при этом повышает или снижает условные рефлексы. С другой стороны, некоторыми исследователями [5, 8] установлено, что эффект стимуляции гипоталамуса зависит от исходного уровня функционального состояния механизмов условного рефлекса — при низком уровне возбудимости корковых структур он более выражен и, наоборот, с повышением их возбудимости — ослабляется.

Следует отметить, что влияние стимуляции заднего отдела гипоталамуса на условнорефлекторную деятельность изучено меньше, чем переднего. В литературе нет данных о влиянии заднего отдела гипоталамуса на соотношение величины условных и безусловного рефлексов. Между тем, изучение этого вопроса позволило бы лучше уяснить значение гипоталамических механизмов в формировании временных связей.

Мы изучали влияние электрической стимуляции заднего отдела гипоталамуса на соотношение положительных условных и безусловного рефлексов в процессе их образования и упрочения, а также в процессе образования и упрочения дифференцировочного торможения.

Методика исследований

Опыты проводили в камере условных рефлексов на шести собаках в возрасте от 2 до 5 лет с применением электро-оборонительной методики [14]. Трем собакам («гипоталамическим») вживили хронические электроды в область заднего отдела гипоталамуса [4]. Три другие собаки, интактные, служили контролем. Через 8—10 дней, когда исчезли болевые ощущения, приступили к выработке вначале положительных, а затем и отрицательного условного рефлекса. Количественную оценку величины условного и безусловного рефлексов осуществляли по [15]. Безусловным раздражителем служил электрический ток в два раза выше порогового (от 0,1 до 0,4 мА), который подавался пять раз на предплечье левой передней конечности в течение 10 с с интервалом 2 с. Более детально методика этих исследований описана нами ранее [6].

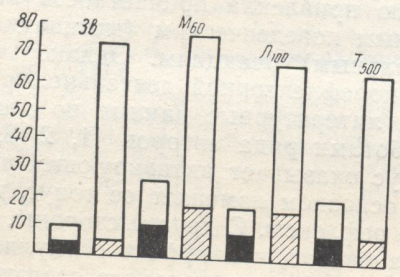
Положительные условные рефлексы у всех собак вырабатывались вне стереотипа на следующие условные раздражители: звонок (зв), тон частотой 500 Гц ($Т_{500}$), метроном 60 ударов в минуту ($М_{60}$) и лампу 100 Вт ($Л_{100}$). Дифференцировочным сигналом был тон частотой 2000 Гц ($Т_{2000}$). Длительность действия как положительных, так и отрицательных раздражителей составляла 10 с. В опыте животным предъявляли 12—14 условных раздражителей с интервалами 2—3,5 мин. Интенсивность условного раздражителя — 50 дБ над порогом слышимости человека. Последовательность применения

условных раздражителей, их количество, а также интервалы между ними в опытах у животных обеих групп были одинаковыми.

У гипоталамических животных перед каждым опытом производили биполярно стимуляцию заднего отдела гипоталамуса в течение 10 с синусоидальным током от звукогенератора ЗГ-10 частотой 60 Гц. Сила раздражающего тока составляла 30—50 мкА. Осуществляли морфологический контроль локализации раздражающих электродов.

Результаты исследований и их обсуждение

Наши исследования показали, что раздражение заднего отдела гипоталамуса электрическим током силой 35—50 мкА ускоряет выработку положительных условных рефлексов. Из рис. 1 видно, что на звонок, свет лампы и метроном условные рефлексы быстрее появились в условиях стимуляции гипоталамуса, тогда как на тон 500 Гц



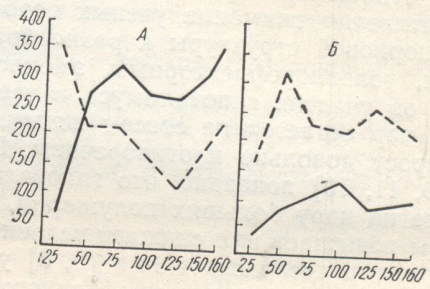


Рис. 1. Динамика выработки и упрочения положительных условных рефлексов.

По горизонтали — вид условного раздражителя: Зв — звонок, $М_{60}$ — метроном 60 уд/мин, $Л_{100}$ — свет электрической лампы 100 Вт, $Т_{500}$ — том частотой 500 Гц. По вертикали — усредненные данные количества применений условного раздражителя. Заштрихованные столбики — появление рефлексов у интактных, черные — у гипоталамических животных, белые — скорость упрочения рефлексов.

Рис. 2. Динамика соотношения условного и безусловного рефлексов на звонок у гипоталамических (*А*) и контрольных (*Б*) собак. По горизонтали — количество применений условного раздражителя, по вертикали — величина положительного рефлекса (в электрических импульсах). Сплошная линия — величина условного рефлекса, пунктирная — величина безусловного рефлекса.

образование временной связи по времени было таким же, как и у контрольных животных. У гипоталамических животных рефлексы на звонок, метроном и свет лампы появились соответственно на 3—6—8 сочетаниях с безусловным раздражителем, у интактных — намного позже (на 6—11—15 сочетаниях). Характерно, что и упрочение положительных рефлексов на все эти условные раздражители у гипоталамических собак происходило быстрее, чем у контрольных ($p<0,01$). Таким образом, на основании этих данных можно сделать заключение, что стимуляция заднего отдела гипоталамуса электрическим током силой 35—50 мкА способствует более быстрому образованию и упрочению временных связей у собак.

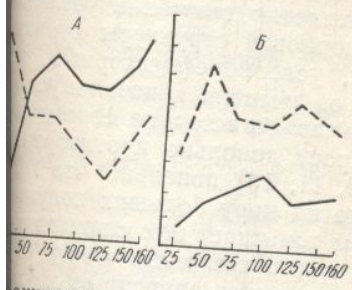
Некоторые исследователи [12, 14] показали, что для образования временных связей первостепенное значение имеет уровень возбудимости клеток, воспринимающих условный и безусловный раздражители. Судя по данным, представленным на рис. 2, в регуляции уровня возбудимости коры больших полушарий головного мозга уже с первых дней формирования временных связей задний отдел гипоталамуса принимает самое активное участие. Так, условный рефлекс на звонок у гипоталамических животных в течение всего периода исследования был достоверно выше ($p<0,01$), чем у контрольных. Безусловный рефлекс у гипоталамических животных в начальный период образования рефлекса (до 25—30 применений раздражителей) был достоверно ($p<$

кже интервалы между ними в опытах у

аждым опытом производили биполярно
ение 10 с синусоидальным током от зву-
ражающего тока составляла 30—50 мкА.
ализации раздражающих электродов.

й и их обсуждение

раздражение заднего отдела
лой 35—50 мкА ускоряет выра-
ксов. Из рис. 1 видно, что на
зные рефлексы быстрее появи-
уса, тогда как на тон 500 Гц



ожительных условных рефлексов.
вонок, $М_{60}$ — метроном 60 уд/мин, $Л_{100}$ —
00 Гц. По вертикали — усредненные дан-
штрихованные столбики — появление реф-
отных, белые — скорость упрочения реф-

овного рефлексов на звонок у гипо-
ризонтали — количество применений
положительного рефлекса (в элект-
условного рефлекса, пунктирная —
ефлекса.

было таким же, как и у кон-
животных рефлексы на зво-
соответственно на 3—6—8
у интактных — намного поз-
но, что и упрочение положи-
раздражители у гипоталами-
контрольных ($p<0{,}01$). Та-
можно сделать заключение,
са электрическим током си-
ому образованию и упроче-

зали, что для образования
имеет уровень возбудимо-
безусловный раздражители.
2, в регуляции уровня воз-
ного мозга уже с первых
й отдел гипоталамуса при-
ный рефлекс на звонок у
периода исследования был
ных. Безусловный рефлекс
период образования реф-
ей) был достоверно ($p<$

$<0{,}01$) выше условного рефлекса, но по мере упрочения временной связи произошло снижение безусловного и повышение условного рефлекса. У контрольных животных в этот период величина безусловного рефлекса была примерно в два раза выше условного. Мы, как и некоторые другие авторы [12, 13], считаем, что на первых порах выработки условного рефлекса предварительное действие условного раздражителя усиливает безусловный рефлекс в результате суммации условного и безусловного возбуждения. По мере упрочения рефлекса на

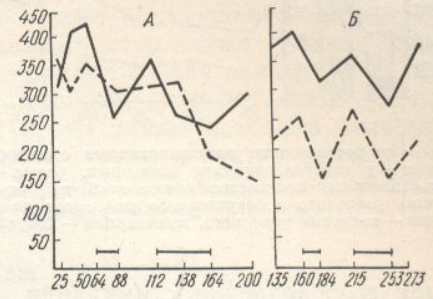


Рис. 3. Изменение условного и безусловного рефлексов у гипоталамических животных в период временной отмены стимуляции заднего отдела гипоталамуса электрическим током.

А — собака Уголек, *Б* — собака Жук. По горизонтали — количество применений условного раздражителя (линиями над горизонталью намечен период прекращения стимуляции); по вертикали — величина рефлексов в электрических импульсах. Сплошная линия — условный рефлекс на звонок, пунктирная — безусловный рефлекс.

звонок безусловный рефлекс у животных обеих групп претерпевал примерно одинаковые фазовые изменения. Однако у контрольных собак, по сравнению с гипоталамическими, они были более выражены, у них величина безусловного рефлекса была значительно выше условного. Кроме того, у гипоталамических животных изменения положительного условного рефлекса находились в определенном соответствии с изменениями безусловного: с повышением безусловного рефлекса условный также повышался и, наоборот, с понижением безусловного рефлекса условный рефлекс понижался. У контрольных животных, по мере формирования временной связи возбудимость центра безусловного рефлекса возрастает, и на определенном этапе упрочения условной связи достигает максимума. При длительном применении раздражителей (150—160 сочетаний) возбудимость центра безусловного рефлекса у контрольных животных снижалась, но при этом не всегда наблюдалось понижение условного рефлекса. Аналогичные результаты мы получили и при исследовании других положительных условных рефлексов (метроном, свет лампы, тон 500 Гц).

На основании этих данных мы считаем, что задний отдел гипоталамуса в меньшей мере влияет на возбудимость структур безусловного рефлекса, чем на структуры, связанные с восприятием условных (сигнальных) раздражителей. Поскольку стимуляция заднего отдела гипоталамуса электрическим током ускоряет выработку положительных условных рефлексов, то можно допустить, что он активирует структуры, принимающие участие в их образовании.

Наши исследования убедительно показали, что влияние заднего отдела гипоталамуса на функциональное состояние коры больших полушарий по мере упрочения временных связей усиливается и приобретает стационарный характер. Об этом свидетельствуют опыты с временной (в течение 6 и 12 дней) отменой электрической стимуляции гипоталамуса. Так, у собаки Уголек, рефлексы которого перед отменой стимуляции заднего отдела гипоталамуса электрическим током были еще недостаточно упрочены (68 применений звонка), наступило значительное снижение условного рефлекса и несущественное уменьшение при этом безусловного (рис. 3, *А*). Повторная отмена стимуля-

ции гипоталамуса у этой собаки, которая на этот раз длилась 12 дней, так же как и в первом случае, привела к снижению безусловного и условного рефлексов, однако в этом случае снижение безусловного рефлекса было более значительным ($p<0,01$). С возобновлением стимуляции заднего отдела гипоталамуса электрическим током в обеих случаях рефлексы стали снова повышаться. Однако в последнем случае

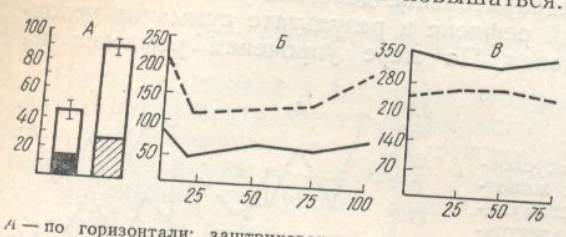


Рис. 4. Динамика выработки и упрочения дифференцировки (*А*), а также изменения условного и безусловного рефлексов у контрольных (*Б*) и гипоталамических (*В*) животных в период образования и упрочения дифференцировки.

А — по горизонтали: заштрихованные столбики — появление дифференцировки у интактных, черные — у гипоталамических животных, белые — скорость упрочения дифференцировки: Б и В по горизонтали: количество применений дифференцировочного раздражителя; по вертикали — величина условного и безусловного рефлексов на звонок (в электрических импульсах). Сплошная линия — величина условного, пунктирная — безусловного рефлекса.

при возобновлении стимуляции, по мере повышения положительного условного рефлекса величина безусловного рефлекса продолжала снижаться и установилась на уровне ниже фонового.

Из рис. 3, *Б* видно, что у собаки Жука, рефлексы которого перед отменой стимуляции гипоталамуса были уже достаточно прочными (160 применений звонка), соотношение между величиной условного и безусловного рефлексов мало изменилось. У этой собаки с уменьшением величины условного рефлекса в равной мере уменьшалась и величина безусловного рефлекса. При возобновлении стимуляции гипоталамуса рефлексы снова повысились, достигнув при этом прежнего уровня. Повторная отмена раздражений гипоталамуса у этой собаки вызвала аналогичные изменения в проявлении этих рефлексов.

Таким образом, полученные нами результаты согласуются с данными других исследователей [5, 8] о том, что эффект стимуляции гипоталамуса зависит от исходного уровня функционального состояния коры головного мозга. Кроме того, мы, как и другие авторы [1, 2, 3, 6, 7 и др.], считаем, что задний отдел гипоталамуса, в основном, оказывает на кору головного мозга, в том числе и на структуры, принимающие участие в замыкании временных связей, общетонизирующее влияние. По-видимому, задний отдел гипоталамуса в нормальных условиях жизнедеятельности организма принимает участие в поддержании оптимального уровня возбудимости отдельных участков коры больших полушарий.

На рис. 4 приводятся данные о скорости выработки и упрочения дифференцировочного торможения, а также соотношения величины условных и безусловного рефлексов во время образования к положительному тону 500 Гц дифференцировки на тон 2000 Гц.

Из рис. 4, *А* видно, что у гипоталамических собак дифференцировка образовалась на 8—12 неподкреплении, тогда как у контрольных — на 20—25. Упрочение ее у гипоталамических собак также происходило быстрее, чем у контрольных (соответственно на 50—60 и 80—100 неподкреплениях). У контрольных животных в первые дни введения в опыты тормозного радражителя резко уменьшились как положительные условные, так и безусловный рефлексы, тогда как у гипоталамических наблюдалось достоверное ($p<0,01$) увеличение безусловного рефлекса. Положительные условные рефлексы у них в ответ на одни

раздражители (T_{500}) ста
на другие же ($Зв,Л_{100}$ и
По мере упрочения диф
изошло изменение ранее
нами условных и безусл
прироста величины без
вотных в период упроче
чинами условных и безу
(разница статистически

Итак, на основании
ключить, что электричес
таламуса существенно в
ных и безусловного ре
ных рефлексов и дифф
регулярности раздраже
дела гипоталамуса для
ношений между величин

1. Раздражение за
ком силой 35—50 мкА
ет образование и упро
ференцировочное тормо
2. Электрическая
водит к значительному
сов и в меньшей мере
3. Временная отме
ческим током (в течен
отношении положитель
висимости от степени у
сти положительных ус
муса не оказывает су
соотношения этих рефл
они претерпевают знач

M. K. Bos

EFFECT OF PO
OF CONDIT

Motor-defensive metho
dogs the effect of electric s
ditioned and unconditioned
tion. The 35-50 μA electrica
dation of positive and negat

Department of Human and
Pedagogical Institute, Cher

1. *Анохин П. К.* Электро
шений при положител
нервная деятельность.
2. *Арагвели Р. И., А. Н.*
ней части гипоталамус
696.

рая на этот раз длилась 12 дней,
а к снижению безусловного и ус-
учае снижение безусловного реф-
<0,01). С возобновлением стиму-
лектрическим током в обеих слу-
ься. Однако в последнем случае

Рис. 4. Динамика выработки и упрочения дифференцировки (*А*), а также изменения условного и безусловного рефлексов у контрольных (*Б*) и гипоталамических (*В*) животных в период образования и упрочения дифференцировки.

ление дифференцировки у интактных, чер-
ть упрочения дифференцировки: Б и В по
чного раздражителя; по вертикали — вели-
в электрических импульсах). Сплошная ли-
ефлекса.

ре повышения положительного
ого рефлекса продолжала сни-
онового.
Кука, рефлексы которого перед
ли уже достаточно прочными
между величиной условного
лось. У этой собаки с умень-
равной мере уменьшалась и
зобновлении стимуляции гипо-
достигнув при этом прежнего
гипоталамуса у этой собаки
лении этих рефлексов.
езультаты согласуются с дан-
м, что эффект стимуляции ги-
функционального состояния
как и другие авторы [1, 2, 3,
оталамуса, в основном, оказы-
ле и на структуры, принима-
язей, общетонизирующее вли-
муса в нормальных условиях
участие в поддержании опти-
участков коры больших по-

ости выработки и упрочения
е соотношения величины ус-
образования к положитель-
2000 Гц.
еских собак дифференциров-
тогда как у контрольных —
их собак также происходило
но на 50—60 и 80—100 не-
в первые дни введения в
ньшились как положитель-
ы, тогда как у гипоталами-
увеличение безусловного
ксы у них в ответ на одни

раздражители (T_{500}) статистически достоверно ($p<0,01$) увеличились, на другие же (Зв,$Л_{100}$ и $М_{60}$) — остались без существенных изменений. По мере упрочения дифференцировки у контрольных животных произошло изменение ранее установившегося соотношения между величинами условных и безусловного рефлексов за счет более интенсивного прироста величины безусловного рефлекса. У гипоталамических животных в период упрочения дифференцировки соотношение между величинами условных и безусловного рефлексов существенно не изменилось (разница статистически недостоверна, $p>0,05$).

Итак, на основании результатов наших исследований можно заключить, что электрическая стимуляция структур заднего отдела гипоталамуса существенно влияет на соотношение между величиной условных и безусловного рефлексов при выработке положительных условных рефлексов и дифференцировки. Опыты также показали значение регулярности раздражений электрическим током структур заднего отдела гипоталамуса для становления и сохранения определенных соотношений между величинами условных и безусловного рефлексов.

Выводы

1. Раздражение заднего отдела гипоталамуса электрическим током силой 35—50 мкА в течение 10 с статистически достоверно ускоряет образование и упрочение положительных и отрицательных (дифференцировочное торможение) условных рефлексов.
2. Электрическая стимуляция заднего отдела гипоталамуса приводит к значительному повышению положительных условных рефлексов и в меньшей мере отражается на безусловном рефлексе.
3. Временная отмена стимуляции заднего гипоталамуса электрическим током (в течение 6—12 дней) по-разному сказывается на соотношении положительного условного и безусловного рефлексов, в зависимости от степени упрочения временной связи: в случае упроченности положительных условных рефлексов отмена стимуляции гипоталамуса не оказывает существенного влияния на ранее установившиеся соотношения этих рефлексов, тогда как при неупроченных рефлексах — они претерпевают значительные изменения.

M. K. Bosy, I. M. Davidenko, M. A. Mikitenko

EFFECT OF POSTERIOR HYPOTHALAMUS ON THE RATIO OF CONDITIONED AND UNCONDITIONED REFLEXES

Summary

Motor-defensive methods were used to study in chronic experiments with three dogs the effect of electric stimulation of the posterior hypothalamus on the ratio of conditioned and unconditioned reflexes at different stages of their formation and consolidation. The 35-50 μA electrical stimulation for 10 s accelerates the formation and consolidation of positive and negative conditioned reflexes.

Department of Human and Animal Physiology,
Pedagogical Institute, Cherkassy

Список литературы

1. *Анохин П. К.* Электроэнцефалографический анализ корково подкорковых соотношений при положительных и отрицательных условных реакциях.— В кн.: Высшая нервная деятельность. М., 1963, с. 10—27.
2. *Арагвели Р. И., А. Н. Бакурадзе, Т. Л. Нанейшвили.* Об облегчающем влиянии задней части гипоталамуса на новую кору.— Сообщ. АН ГССР 1972, **67**, № 3, с. 689—696.

3. *Бакурадзе А. Н., Нанейшвили Т. Л.* Влияние переднего и заднего гипоталамуса на условнорефлекторную деятельность и отсроченные реакции у низших обезьян.— Физиол. журн., СССР, 1975, № 8, с. 1134—1141.
4. *Богач П. Г., Косенко А. Ф.* Методика наложения многополюсных электродов на гипоталамическую область у собак для хронических экспериментов.— Физиол. журн. СССР, 1959, **42**, № 2, с. 988—993.
5. *Богач П. Г., Добровольская З. А.* О функциональных взаимосвязях головного мозга и гипоталамуса в регуляции двигательной функции желудочно-кишечного тракта.— В кн.: Тез. докл. 13 объединенной (зональной) науч. конф. по проблемам физиологии закавказских пединститутов. Тбилиси, 1970, с. 70.
6. *Босый М. К., Давиденко І. М., Погрібний А. С.* Вплив гіпоталамуса на функціональний стан великих півкуль та на формування тимчасових зв'язків у собак.— Фізіол. журн. АН УРСР, 1975, **21**, № 6, с. 755—762.
7. *Васильев М. Ф.* Высшая нервная деятельность и подкорковые образования : Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. Л., 1953. 57 с.
8. *Возная А. И.* Влияние стимуляции латерального гипоталамуса на условнорефлекторную деятельность при разном уровне возбудимости мозговых структур условного рефлекса.— В кн.: Тез. докл. 13 объединенной (зональной) науч. конф. по проблемам физиологии закавказских пединститутов. Тбилиси. 1978, с. 67.
9. *Калюжный Л. В.* О роли гипоталамуса в условнорефлекторной деятельности.— В кн.: Тез. и реф. докл. (22-е совещание по проблемах высш. нерв. деятельности). Рязань, 1969, с. 109.
10. *Костенецкая Н. А.* К механизму участия латеральных отделов гипоталамуса в протекании условных и безусловных пищевых секреторных рефлексов.— В кн.: Материалы 21 совещ. по проблемах высшей нерв. деятельности, М., 1966, с. 159.
11. *Костенецкая Н. А., Лапина И. А., Мещеряков В. А.* Роль гипоталамуса в механизмах высшей нервн. деятельн. на примере пищевого рефлекса.— В кн.: Проблемы физиологии и патологии высшей нерв. деятельности. Л., 1970, вып. 4, с. 71.
12. *Майоров Ф. П.* Об изменении тонуса пищевого центра под влиянием условных рефлексов.— Арх. биол. наук, 1936, **42**, № 1—2, с. 18—23.
13. *Подкопаев Н. А.* Дальнейшие материалы к вопросу о взаимоотношении условного и безусловного пищевых рефлексов.— Тр. физиол. лаборатории акад. И. П. Павлова, 1945, **12**, № 2, с. 124—131.
14. *Протопопов П. В.* О сочетании двигательной реакции на звуковые раздражители. Докт. дис. СПб, 1909, с. 164.
15. *Скипин Г. В., Шарова Е. В., Шаров А. С.* Методика численных измерений и графическая регистрация двигательных условных рефлексов.— Журн. высш. нервн. деят., 1963, **13**, № 2, с. 177—180.
16. *Федорович Т. И.* Влияние раздражения и повреждения гипоталамуса на высшую нервн. деят. и дыхание собак.— В кн.: Материалы 21 совещ. по проблемам высш. нервн. деятельности. М., 1966, с. 309.

Кафедра физиологии человека и животных
Черкасского пединститута

Поступила в редакцию
20.XI 1979 г.

УДК 616.859.8.45

ВЛИЯНИЕ ЭЛ
РАЗРУШЕНИЯ С
МОЗГА НА В
У

Внедрение в нейр
тода вживления долг
мозга открыло не тол
возможности в клини
(паркинсонизм, эпилеп
сылки для исследован
мозга у человека. Бол
изучению физиологич
ется их важным значе
регуляции сосудисто-
сов организма. Сущес
зований в процессах в
показана как в экспе
так и при обследован

Мы изучали влия
отдельных подкорков
процессов и уровень
ловного мозга в сфер
подвергшихся с диаг
операции вживления
электродов.

Обследовано 23 боль
восемь человек; 21—30 ле
лет — пять человек; 5—10
ническая картина больны
кого слабоумия, изменени
церо-вегетативными и вес

Применяли платинов
цией, которые вводили п
ментно и билатерально в
покамп. Исследование бо
мого с диагностической
тя 1,5—2 с от начала дей
туру, исследуемому пред
раметры электростимуляц
импульса — 1 мс; подпор
ции — 5 с. Интервалы ме
ное разрушение подкорко
ком 9—10 мА на протяже

* Ток подпорогового
ления субъективных ощу
гущих оказать дополнит
провоцирование эпилепти