

двигательного ана-  
л. нерв. деятельно-

Наука, 1969. 412 с.  
следовыми процес-

тей.— Тр. лаб. фи-

зали. Л.: Наука,

сплюнной железы у  
угасательного тор-

шней нервной дей-  
с.

рной деятельности  
ребенка

лезы при условно-

показатель трофи-

58. 24 с.  
у на виці відділи

фізіол. т-ва. К.,

условные реф-

51, с. 48.  
ни процессов воз-

12, № 8, с. 5.

ступила в редакцию

20.III 1980 г.

УДК 612.822.3

М. А. Микитенко

## ВЛИЯНИЕ РАЗДРАЖЕНИЙ ЗАДНЕГО ОТДЕЛА ГИПОТАЛАМУСА НА ОБОРОНИТЕЛЬНЫЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Проблема коркового торможения является одной из центральных в учении И. П. Павлова о высшей нервной деятельности и в современной нейрофизиологии. Для построения современной теории коркового торможения возрастает необходимость выяснения физиологической роли в этом процессе подкорковых механизмов.

Особый интерес вызывает изучение функциональных взаимоотношений коры больших полушарий и промежуточного мозга, в частности гипоталамуса, в формировании коркового торможения. Хотя изучению роли гипоталамуса в условнорефлекторной деятельности посвящено немало работ, однако его физиологическая роль в формировании коркового торможения все еще недостаточно выяснена.

Мы изучали влияние электрической стимуляции заднего отдела гипоталамуса на силу внутреннего торможения.

### Методика исследований

Опыты проводились в камере условных рефлексов на девяти собаках в возрасте от 2 до 5 лет с применением электро-оборонительной методики [1]. Перед началом исследований у трех животных были вживлены хронические электроды в область заднего отдела гипоталамуса [2]. Этих животных в дальнейшем мы будем условно называть «гипоталамическими». Остальные животные, интактные, служили контролем («контрольные»). Количественную оценку величины условного и безусловного рефлексов осуществляли по [12]. Безусловным раздражителем служил электрический ток силой в два раза больше пороговой (от 0,1 до 0,4 мА), который подавался на предплечье левой передней конечности.

Положительные условные рефлексы у всех собак вырабатывались вне стереотипа на 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). У гипоталамических животных перед каждым опытом производили стимуляцию заднего отдела гипоталамуса в течение 10 с синусоидальным током от звукогенератора ЗГ-10 частотой 60 Гц. Сила раздражающего тока составляла 35—50 мкА. На стабильном условнорефлекторном фоне при абсолютной дифференцировке, по «малому стандарту» [6] применяли тесты на силу тормозного процесса — удлинение действия дифференцировочного раздражителя до 5 мин и бромную пробу. После проведения тестовых проб на силу тормозного процесса, контрольным (интактным) животным вживляли хронические электроды в заднюю область гипоталамуса и повторно определяли силу тормозного процесса, но уже на фоне стимуляции гипоталамуса.

Учитывая литературные данные [7], указывающие на неточность результатов, получаемых при испытании бромной пробы или удлинением дифференцировочного сигнала, силу тормозного процесса мы оценивали по ряду показателей, а не на основании одной какой-либо пробы. После завершения опытов проводился морфологический контроль локализации раздражающих электродов. Статистическую обработку результатов производили стандартными методами вариационной статистики с учетом критериев *t* и *p*.

### Результаты исследований

Наши исследования показали, что раздражение заднего отдела гипоталамуса электрическим током силой 35—50 мкА значительно ускоряет выработку отрицательного условного рефлекса. На рис. 1 видно, что у гипоталамических собак дифференцировка образовалась в среднем на  $6 \pm 1,6$  неподкреплении, тогда как у контрольных

$20 \pm 5,4$  ( $p < 0,05$ ). Упрочнение ее у гипоталамических собак также происходило быстрее, чем у контрольных (соответственно в среднем на  $37 \pm 5,8$  и  $87 \pm 16$  неподкрепленных;  $p < 0,05$ ). Критерием упрочнения отрицательного условного рефлекса считалось 90—100 % отсутствие условной двигательной реакции на подачу отрицательного условного сигнала (Т 2000) в течение 4—5 опытов. Следует отметить, что при выработке дифференцировки у контрольных животных (рис. 2, A) на-

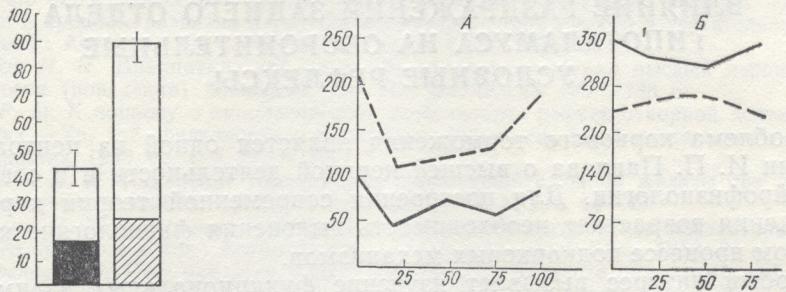


Рис. 1. Динамика выработки и упрочнения дифференцировки.

По горизонтали — заштрихованные столбики — появление дифференцировки у контрольных, черные — у гипоталамических животных, белые — скорость упрочнения дифференцировки, по вертикали — количество применений дифференцировочного раздражителя.

Рис. 2. Изменения условного и безусловного рефлексов у контрольных (A) и гипоталамических (Б) животных в период образования и упрочнения дифференцировки. По горизонтали — количество применений дифференцировочного раздражителя, по вертикали — величина условного (сплошная линия) и безусловного (пунктирная линия) рефлексов на звонок (в электрических импульсах).

блюдалось понижение как условных, так и безусловных рефлексов и удлинение их латентных периодов. Причем, в этих опытах наблюдалось значительное понижение условного и безусловного рефлексов на зрительный раздражитель. У гипоталамических животных (рис. 2, Б) с введением дифференцировки не произошло достоверного снижения величины условного рефлекса, а в некоторых случаях даже их рост. Можно полагать, что у контрольных животных тормозный процесс был менее специализирован, чем у гипоталамических, вследствие чего наблюдалась генерализация торможения, которая распространялась и на центр зрительного анализатора. Следовательно, результаты наших опытов, а также данные других авторов [1, 3] свидетельствуют о том, что стимуляция заднего отдела гипоталамуса током небольшой силы способствует ускорению образования условного торможения.

#### Результаты тестовых проб на силу тормозного процесса (удлинение действия дифференцировочного раздражителя) на одних и тех же животных до и после (на фоне стимуляции) операции

Кличка животных	Длительность действия дифференцировочного сигнала		Примечание
	До операции	После операции	
Султан Рыжик	1 мин 2 мин 45 с	1 мин 55 с—2 мин 5 мин	Растормаживание не наступило
Джек	4 мин	7 мин	Растормаживание не наступило

В результате проведения тестовых проб на силу тормозного процесса (удлинение действия дифференцировочного раздражителя до 5 мин и бромную пробу) на одних и тех же животных до и после гипоталамической операции было установлено, что стимуляция заднего

отдела гипоталамуса силы тормозного торможения тестовых животных до и после операции видно, что дифференцировка приводила к изменениям. При этом на условнорефлекторные и с применением

Анализируя постимуляция гипоталамического торможения

Разница в склонности к торможению у гипоталамических животных, по-видимому, тем, что головного мозга возрастает во времени согласованности и И. П. Павлов открыл каком-то существенное различие в склонности к торможению [8].

Полученные нами результаты торможение согласования на собаках междуочного мозга в виде с преобладанием постимуляции передвижению межсигнальных рефлексов. Согласование дражителей у животных силы тормозного торможения

Наши исследования показывают, что гипоталамуса является строй специализированных животных, склонен к торможению. Некоторыми исследователями известно, что торможение процесса распространяется и на

Мы провели сплошных по определению мической операции показало, что стимуляция усилию тормозного торможения

Нам известно, что нетических детерминант. Электрическая стимуляция изменению силы торможения, что сила торможения

М. А. Микитенко

х собак также  
ленно в среднем  
ерием упрочнения  
00 % отсутствие  
льного условного  
тметить, что при  
к (рис. 2, A) на-

б  
—  
—

5 50 75

ировки.  
и у контрольных, чер-  
енцировки, по верти-  
кали.

(A) и гипотала-  
мических и контро-  
льных животных об-  
ъясняется, по-видимому, тем, что гипоталамус оказывает на кору больших полу-  
шарий головного мозга общее тонизирующее влияние, в результате чего возраста-  
ет возбудимость коры головного мозга. По поводу такой согласованности изменений обоих основных нервных процессов И. П. Павлов отмечал, что раздражительный процесс находится в каком-то существенном отношении к тормозному: когда падает раз-  
дражительный процесс, то становится слабым или исчезает и тор-  
мозный [8].

ных рефлексов и  
опытах наблюда-  
ето рефлексов на-  
тных (рис. 2, Б)  
рного снижения  
даже их рост.  
ный процесс был  
следствие чего на-  
пространялась и  
зультаты наших  
ельствуют о том,  
небольшой силы  
жения.

удлинение  
и тех же  
ции

Примечание

торможивание  
наступило  
торможивание  
наступило

тормозного про-  
здражителя до  
к до и после ги-  
муляции заднего

отдела гипоталамуса током силой 35—50 мА приводит к увеличению силы тормозного процесса. В таблице представлены усредненные данные тестовых проб на силу тормозного процесса у одних и тех же животных до и после гипоталамической операции. Из приведенных данных видно, что у собаки Султана, до операции уже 1 мин действие дифференцировочного сигнала приводило к растормаживанию диффе-ренцировки. Кроме того, это вызывало и нарушение тормозного про-цесса в последующие дни, тогда как применение дифференцировоч-ного сигнала на фоне стимуляции гипоталамуса у этого же животного вызывало растормаживание лишь на 1,5—2 мин и практически не приводило к изменению процента дифференцировки в последующие дни. При этом наблюдалась и более быстрая полная нормализация условнорефлекторной деятельности. Сходные результаты были полу-чены и с применением бромной пробы на других животных.

### Обсуждение результатов исследований

Анализируя полученные нами данные, необходимо отметить, что стимуляция гипоталамуса с первых дней формирования условнореф-лекторного торможения оказывает на него существенное влияние.

Разница в скорости выработки и упрочнения дифференцировочного торможения у гипоталамических и контрольных животных объясняется, по-видимому, тем, что гипоталамус оказывает на кору больших полу-шарий головного мозга общее тонизирующее влияние, в результате чего возраста-ет возбудимость коры головного мозга. По поводу такой согласованности изменений обоих основных нервных процессов И. П. Павлов отмечал, что раздражительный процесс находится в каком-то существенном отношении к тормозному: когда падает раз-дражительный процесс, то становится слабым или исчезает и тор-мозный [8].

Полученные нами данные о влиянии гипоталамуса на внутреннее торможение согласуются с данными и других авторов. Так, в экспери-ментах на собаках было показано [4, 5, 14], что разрушение в области межуточного мозга вызывает резкие нарушения высшей нервной дея-тельности в виде ослабления процессов возбуждения и торможения с преобладанием последнего. Кроме того, согласно данным других ав-торов [1, 3], раздражение заднего отдела гипоталамуса ведет к умень-шению межсигнальных побежек при выработке тормозных условных рефлексов. Согласно их данным, дифференцирование условных раз-дражителей у животных улучшается. Сведений о прямом определении силы тормозного процесса в литературе нет.

Наши исследования также показали, что стимуляция заднего от-дела гипоталамуса током силой 35—50 мА приводит и к более бы-строй специализации тормозного процесса. Из литературных источни-ков известно, что тормозный процесс, если он недостаточно специали-зирован, склонен к широкой иррадиации по коре больших полушарий. Некоторыми исследователями [9, 10, 13] было установлено, что волна тор-мозного процесса из того анализатора, в котором он возник, рас-пространяется и на другие анализаторы.

Мы провели специальную серию опытов на одних и тех же живот-ных по определению силы тормозного процесса до и после гипотала-мической операции по тестам «малого стандарта». Это исследование показало, что стимуляция структур заднего гипоталамуса способствует усиливанию тормозного процесса.

Нам известно, что свойство силы нервной системы является ге-нетически детерминированным. Поскольку, согласно нашим данным, электрическая стимуляция заднего отдела гипоталамуса приводит к изменению силы тормозного процесса, в связи с этим можно предполо-жить, что сила тормозного процесса не принадлежит к неварьирую-

щим признакам и может, как и другие генетически обусловленные признаки, изменяться в определенных пределах. Таким образом, можно допустить, что структуры заднего отдела гипоталамуса входят в состав механизмов, которые способны под влиянием определенных факторов внешней среды изменять норму реакции силы тормозного процесса на внешнее воздействие и тем самым увеличивать адаптивные возможности организма на уровне высших отделов головного мозга.

### Выводы

1. В условиях стимуляции заднего отдела гипоталамуса электрическим током силой 35—50 мА в течение 10 с статистически достоверно происходит ускоренное образование и упрочение отрицательного (дифференцированное торможение) условного рефлекса.

2. Электрическая стимуляция заднего отдела гипоталамуса способствует усилению условного торможения по средним значениям предельного удлинения дифференцированного сигнала и бромной пробы.

3. Стимуляция гипоталамуса облегчающе влияет на процесс специализации отрицательного условного рефлекса, тогда как у контрольных животных тормозный процесс менее специализирован, легко иррадиирует по коре и нередко значительно снижает возбудимость корковых клеток.

М. А. Микитенко

EFFECT OF THE HIND HYPOTHALAMUS AREA STIMULATION ON THE CONDITIONED DEFENSE REFLEXES

#### Summary

The motor-defense procedure was employed in chronic experiments with nine dogs to study an effect of the electrical stimulation of the hind hypothalamus area on the inhibitory process intensity. It is shown that a 35-50  $\mu$ A electrical stimulation of the hind hypothalamus area for 10 s before each experiment induces a statistically reliable acceleration of formation and consolidation of negative (differential inhibition) conditioned reflexes. Electrical stimulation of the hind hypothalamus area increases the conditioned inhibition intensity and promotes its specialization.

Department of Human and Animal Physiology,  
Pedagogical Institute, Cherkassy

### Список литературы

1. Атаев М. М., Атаев З. М. О влиянии гипоталамуса на межсигнальные реакции при выработке двигательного рефлекса на время.— В кн.: Тез. и реф. докл. XXI совещ. по пробл. высш. нерв. деятельности. М., 1966, с. 22.
2. Богач П. Г., Косенко А. Ф. Методика наложения многополюсных электродов на гипоталамическую область у собак для хронических экспериментов.— Физiol. журн. СССР, 1956, 42, № 6, с. 988—994.
3. Босий М. К., Давиденко І. М., Погребний А. С. Вплив гіпоталамуса на функціональний стан великих півкуль та на формування тимчасових зв'язків у собак.— Фізiol. журн., 1975, 21, № 6, с. 755—762.
4. Васильев М. Ф. Высшая нервная деятельность и подкорковые образования : Автoref. дис. ... д-ра мед. наук. Л., 1953. 34 с.
5. Дерябин В. С. Влияние повреждения *thalami optici* и гипоталамической области на высш. нервн. деятельность.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1946, № 6, с. 533—548.
6. Колесников М. С., Трошихин В. А. Малый стандарт испытаний для определения типа высшей нервной деятельности собаки.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1951, 1, № 5, с. 739—743.
7. Красуский В. К. Методика оценки свойств нервных процессов у собак, принятая лабораторией физиологии и генетики типов высшей нервной деятельности.— В кн.: Методика изучения типологических особенностей высшей нервной деятельности животных. М.; Л.: 1964, с. 32.

8. Павлов И. П. между раздражами произведения. 1
9. Подкопаев Н. А. высшей нервной деятельности. 1
10. Подкопаев Н. А. безусловного п. вып. 2, с. 124—
11. Протопопов П. А. Докт. дис. Спб.
12. Скипин Г. В. Информационная регистрация деятельности, 1963,
13. Чуботарев О. М. дис. Спб., 1912.
14. Тартыгин Н. А. норефлекторную нейронную деятельность.

Кафедра физиологии  
Черкасского педагого-

8. Павлов И. П. Отношения между раздражением и торможением, размежевание между раздражением и торможением и экспериментальные неврозы у собак. Избр. произведения. М., 1951, с. 205—218.
  9. Подкопаев Н. А. Значение слоев коры больших полушарий для осуществления высшей нервной деятельности у собак.— В кн.: Материалы 7 совещ. по пробл. высш. нерв. деятельности : Тез. докл. Ленинград, 1940, с. 53.
  10. Подкопаев Н. А. Дальнейшие материалы к вопросу о взаимоотношении условного и безусловного пищевых рефлексов.— Тр. физиол. лаб. им. И. П. Павлова, 1945, 12, вып. 2, с. 124—131.
  11. Протопопов П. В. О сочетании двигательной реакции на звуковые раздражители : Докт. дис. Спб., 1909. 164 с.
  12. Скипин Г. В., Шарова Е. В., Шаров А. С. Методика численных измерений и графическая регистрация двигательных условных рефлексов.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1963, 13, № 11, с. 177—180.
  13. Чеботарев О. М. Дальнейшие материалы физиологии условного торможения : Докт. дис. Спб., 1912. 273 с.
  14. Тартыгин Н. А. Влияние выключения отделов гиппокампа и гипоталамуса на условно-рефлекторную деятельность кошек.— Функционально-структурные основы системной деятельности и механизмы пластичности мозга, 1975, вып. 4, с. 93—96.

## Кафедра физиологии человека и животных Черкасского педагогического института

Поступила в редакцию  
18 VI 1980 г.