

Дифференцирование двух пищевых условных рефлексов по месту осуществления инструментальной реакции у кроликов с повреждением дорсального гиппокампа

Л. С. Рытикова

По данным некоторых авторов [2, 10, 12] разрушение дорсального гиппокампа у животных не вызывало исчезновения пищевых и оборонительных условных рефлексов, однако изменялись их временные и количественные параметры. Цепные условные рефлексы после разрушения дорсального гиппокампа у голубей и крыс восстанавливались в три раза медленнее, чем у контрольных животных [4]. Еще более медленно у гиппокампэктомированных животных вырабатывались новые условно-рефлекторные связи [4, 5]. Разрушение дорсального гиппокампа у животных вызывало растормаживание последовательного дифференцирования, ослабление угашения, затруднение выработки отсроченного торможения и переделки, появление большого числа ошибок в ситуации выбора кормушек [5, 7]. У гиппокампэктомированных собак затруднялась также выработка следовых двигательных пищевых условных рефлексов, укорачивались предельные следовые паузы у всех оперированных животных по сравнению с таковыми у контрольных [2].

Наряду с описанием нарушений условнорефлекторной деятельности после гиппокампэктомии есть сведения о том [7], что оперированные животные быстрее интактных обучались одновременному дифференцированию стимулов, активному избеганию электрического тока, нажатию на рычаг кормушки. Не нарушалась при этом и выработка переключения условных рефлексов [9].

Большое число противоречивых фактов вызывает необходимость продолжения исследований, касающихся участия гиппокампа в условнорефлекторной деятельности. В настоящей работе приведены данные исследований динамики образования и дифференцирования инструментальных пищевых условных рефлексов у интактных и гиппокампэктомированных кроликов, а также результаты влияния разрушения дорсального гиппокампа на выработанные дифференцировки.

Методика

В опытах использовали животных трех групп, в каждой по 5—6 кроликов. Животных первой группы сначала гиппокампэктомировали, а затем вырабатывали у них рефлексы и дифференцировки. Животных второй группы сначала обучали, а потом оперировали. Животных третьей, контрольной, группы только обучали.

Под гексаналовым наркозом, используя стереотаксический прибор СЭЖ-3М, разрушали дорсальный гиппокамп с двух сторон с помощью нихромового электрода диаметром 0,25 мм в заводской изоляции (кончик электрода очищали от изоляции на участке длиной 0,1 мм). Разрушение производили анодом постоянного тока, идущего от электрического стимулятора ИСЭ-01 (сила 3—4 мА, продолжительность 30 с), в трех точках, координаты которых определяли с помощью стереотаксического атласа мозга кролика [11]. Индифферентный электрод в виде иглы вкалывали под кожу кролика в области шеи.

У кроликов трех групп вырабатывали условные пищедобывательные рефлексы на звонок к правому манипулятору, а к левому манипулятору — на свет или тон. Кормушка находилась между манипуляторами. Рефлексы вырабатывали последовательно один за другим, а затем начинали применять их в одном опыте, таким образом вырабатывая дифференцирование места осуществления условной пищедобывательной реакции, которое считали выработанным, если относительное число адекватных реакций достигало 70 %. Скорость выработки рефлексов и дифференцировки определяли числом применений условных раздражителей. Временные параметры условнорефлекторной деятельности (латентный период и время осуществления условной пищедобывательной реакции)

учитывали с помощью прибора ИПР-01. Двигательные реакции регистрировали на приборе УСЧ8-03.

По окончании экспериментов локализацию разрушений определяли по серийным фронтальным неокрашенным срезам мозга толщиной 100 мкм, выполненным на замораживающем микротоме МЗ-1.

Результаты и их обсуждение

При выработке инструментальных условных рефлексов к левому и правому манипуляторам у кроликов с повреждением дорсального гиппокампа рефлексы вырабатывались медленнее, временные параметры двигательных реакций были несколько увеличенными, а прочность рефлексов, выраженная процентным отношением числа адекватных реакций к общему числу применений условных раздражителей, была ниже, чем у интактных животных, однако различия были не достоверными.

Основные показатели дифференцирования рефлексов на некоторые раздражители у гиппокампэктомизированных и интактных кроликов

Раздражитель	Скорость выработки/число применений условных раздражителей	Латентный период условной двигательной реакции, с	Время осуществления инструментальной реакции, с	Относительное число адекватных реакций, %
Оперированные животные				
Звонок	52,00 ± 5,56	11,16 ± 2,03	4,63 ± 1,03	63,83 ± 2,02
Свет	68,66 ± 1,76	15,30 ± 4,55	6,36 ± 1,58	46,93 ± 13,55
Интактные животные				
Звонок	23,80 ± 4,29	8,40 ± 1,28	5,60 ± 1,78	71,60 ± 2,42
Свет	29,20 ± 2,83 $P < 0,01$	12,20 ± 1,77 $P > 0,05$	6,60 ± 2,43 $P > 0,05$	60,20 ± 2,79 $P < 0,05$

Примечание. P — достоверность различий между группами животных.

Начало выработки дифференцирования места осуществления пищедобывательной реакции (выбор левого или правого манипулятора) в ответ на разномодалные условные раздражители (звонок и свет) приводило к нарушению выработанных рефлексов. У кроликов появились неадекватные (осуществление инструментальной реакции на несоответствующий манипулятор) и биэффекторные (осуществление инструментальной реакции последовательно на оба манипулятора) реакции, которые не подкреплялись подачей пищи. Переход от раздельной выработки рефлекса к их дифференцированию вызывал в основном увеличение временных параметров условнорефлекторной деятельности у интактных и оперированных кроликов, а также способствовал появлению случаев, когда не возникала условная двигательная реакция в ответ на применение раздражителей.

Анализ условнорефлекторной деятельности (скорости выработки, латентного периода, времени осуществления инструментальной реакции, числа адекватных реакций) показал, что дифференцирование места осуществления условной пищедобывательной реакции (выбор манипулятора) у кроликов с поврежденным гиппокампом вырабатывалось достоверно медленнее, чем у интактных (таблица). Как видно из таблицы, латентный период (время от момента включения условного сигнала до схождения животного с исходной платформы) условной двигательной реакции на звонок и свет у гиппокампэктомизированных кроликов достоверно длиннее, чем у контрольных животных. Еще менее существенные различия у оперированных и контрольных кроликов наблюдались при сравнении времени осуществления инструментальной реакции (время от момента схождения животного с платформы, побежка к манипулятору и осуществление инструментальной реакции).

Как указывалось выше, прочность не имела достоверных различий на левый и правый м. достоверно меньше ($P < 0$, кроликов с поврежденным условных рефлексов существ интактных животных. Одн животных контрольной) на образования дифференцир

Динамика числа адекватных ре дифференцировании рефлексов (сплошная линия) и тон (пунктир):

а — до; б — после гиппокампэктомии абсцисс — число опытов, по оси ординат — относительное число адекватных реакций.

инструментальной реакции а именно: оперированные правильно выбирать манн число адекватных реакций

Исследование влияния ализацию выработанных ус в первые 10 сут после опер ных реакций до 35—40 %, в два раза по сравнению с чаев, когда на включение у

Спустя 10 сут после ре рефлекторная деятельность случаев, когда в ответ на у личивалось число адекватн лись к норме. Так, латентн звонок у кроликов до опера операции — $6,22 \pm 1,69$ с, а $1 \pm 3,21$ с после. Время осущи ков на звонок составляло $6 4,52 \pm 1,00$ с. На тон время кроликов почти не отличал $6,05 \pm 1,37$ с до разрушения значения временных показе после операции не только в жали уменьшаться. Это сви сального гиппокампа не на пищедобывательного поведе

Наряду с этим можно с хуже дифференцировать ре тальной реакции, причем од адекватных ответов (рисун относительное число адекват ляло $71,75 \pm 4,80$, после опер ватных ответов после гипп $59,10 \pm 6,09$ %. Эти разли

Проведенное исследован гиппокампа не ухудшает вре ции рефлексов, но затрудня инструментальной реакции у

Гиппокамп — одна из с нимаает обширную афферент ных нервных связей с други

али на
ийным
амора-

му и
типпо-
а дви-
флек-
ций к
чем у

е число
еакций,

,02
3,55

,42
,79
35

пище-
ра) в
) при-
зились
ответ-
румен-
ни, ко-
выра-
ювном
ьности
появ-
ция в

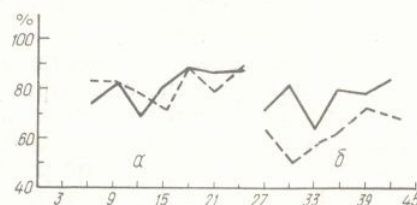
ботки,
акции,
та осу-
улято-
досто-
блицы,
ала до
ельной
недо-
ествен-
дались
еакции
кка к

. 33, № 1

Как указывалось выше, при раздельном применении рефлексов их прочность не имела достоверных различий в исследуемых группах животных, но при дифференцировании рефлексов число адекватных реакций на левый и правый манипулятор у оперированных кроликов было достоверно меньше ($P < 0,05$), чем у контрольных. Таким образом, у кроликов с поврежденным дорсальным гиппокампом все параметры условных рефлексов существенно не отличались от соответствующих у интактных животных. Однако у животных этой группы (в отличие от животных контрольной) наблюдалось достоверное уменьшение скорости образования дифференцирования рефлексов по месту осуществления

Динамика числа адекватных реакций при дифференцировании рефлексов на звонок (сплошная линия) и тон (пунктирная линия):

а — до; б — после гиппокампэктомии. По оси абсцисс — число опытов, по оси ординат — относительное число адекватных реакций.



инструментальной реакции и числа адекватных выборов манипулятора, а именно: оперированные кролики в два раза медленнее научались правильно выбирать манипулятор и на 10—15 % ниже было у них число адекватных реакций по сравнению с интактными.

Исследование влияния разрушения дорсального гиппокампа на реализацию выработанных условных рефлексов у кроликов показало, что в первые 10 сут после операции наблюдалось снижение числа адекватных реакций до 35—40 %, увеличение значений временных параметров в два раза по сравнению с их значениями до операции, появление случаев, когда на включение условных сигналов не было ответной реакции.

Спустя 10 сут после разрушения дорсального гиппокампа условнорефлекторная деятельность восстанавливалась: уменьшалось число случаев, когда в ответ на условные сигналы реакция не возникала, увеличивалось число адекватных реакций, временные параметры возвращались к норме. Так, латентный период условной двигательной реакции на звонок у кроликов до операции составлял в среднем $7,17 \pm 1,29$ с, после операции — $6,22 \pm 1,69$ с, а на тон — $10,42 \pm 3,12$ с до операции и $9,37 \pm 3,21$ с после. Время осуществления инструментальной реакции кроликов на звонок составляло $6,00 \pm 1,06$ с до операции, а после операции — $4,52 \pm 1,00$ с. На тон время осуществления инструментальной реакции у кроликов почти не отличалось от предыдущих значений и составляло $6,05 \pm 1,37$ с до разрушения гиппокампа и $4,12 \pm 1,17$ с после. Как видно, значения временных показателей условнорефлекторной деятельности после операции не только возвращались к дооперационным, но продолжали уменьшаться. Это свидетельствует о том, что повреждение дорсального гиппокампа не нарушало автоматизации при осуществлении пищедобывательного поведения.

Наряду с этим можно отметить, что после операции кролики стали хуже дифференцировать рефлекс по месту осуществления инструментальной реакции, причем одна из реакций превышала другую по числу адекватных ответов (рисунок). Статистическая обработка показала, что относительное число адекватных реакций на звонок до операции составляло $71,75 \pm 4,80$, после операции — $70,05 \% \pm 5,99$ %. На тон число адекватных ответов после гиппокампэктомии снизилось с $73,47 \pm 3,46$ до $59,10 \% \pm 6,09$ %. Эти различия близки к достоверности.

Проведенное исследование показало, что повреждение дорсального гиппокампа не ухудшает временные параметры выработанных до операции рефлексов, но затрудняет выбор манипуляторов для осуществления инструментальной реакции у кроликов.

Гиппокамп — одна из структур лимбической системы, которая принимает обширную афферентную импульсацию с помощью многочисленных нервных связей с другими мозговыми образованиями и участвует

в интеграции поведенческих реакций с вегетативными и эмоциональными проявлениями [1]. Функцию гиппокампа связывают с памятью [4, 6], торможением ориентировочной реакции при выработке условных рефлексов [3, 7, 8], регуляцией двигательных реакций [10], созданием эмоционального фона [8] и другим.

Анализ литературных сведений и экспериментальных данных, изложенных выше, свидетельствует об участии гиппокампа в образовании условных рефлексов. Причем более сильные нарушения после гиппокампэктомии наблюдались у животных при формировании новых условнорефлекторных связей по сравнению с теми животными, у которых условные рефлексы были выработаны до операции. Некоторые исследователи [4, 7] объясняют это тем, что гиппокамп, как старая кора, на определенном этапе эволюции центральной нервной системы выполняла роль высшего интегративного центра условнорефлекторного поведения, но с развитием неокортекса его роль ограничилась облегчением формирования условнорефлекторных связей, созданием эмоционального фона и торможения ориентировочной реакции. По мнению этих исследователей участие гиппокампа в условнорефлекторной деятельности после закрепления навыка значительно ослабляется. В связи с этим высказывается предположение о том, что гиппокамп участвует в механизмах отбора, сопоставления и интеграции сенсорной информации на стадии формирования программы поведения животного.

Некоторые исследователи считают наиболее важными функциями гиппокампа участие в механизмах торможения, подавление восходящей адренергической системы и установление уровня возбудимости коры [4, 5, 7]. По данным литературы, гиппокампэктомия вызывала более сильные нарушения условнорефлекторных реакций, связанных с внутренним торможением [2, 5, 7]. Экспериментальные данные, приведенные в этой статье, показывают значительное затруднение выработки дифференцирования двух пищевых рефлексов по месту осуществления условной инструментальной реакции. Выработанное до операции такое дифференцирование страдало меньше, а именно: ухудшался только выбор адекватного манипулятора как наиболее сложное условнорефлекторное действие животного. Сопоставление данных, полученных нами, с литературными подтверждает специфическую роль дорсального гиппокампа в выработке внутреннего торможения у животных.

Выводы

1. Скорость выработки дифференцирования двух рефлексов по месту осуществления инструментальной реакции и его прочность у гиппокампэктомизированных кроликов достоверно ниже по сравнению с интактными животными.

2. Выработанное до повреждения дорсального гиппокампа дифференцирование двух рефлексов по месту осуществления инструментальной реакции после операции у кроликов недостоверно ухудшалось за счет снижения числа адекватных выборов манипулятора.

DIFFERENTIATION OF TWO FOOD CONDITIONED REFLEXES BY THE PLACE OF THE INSTRUMENTAL RESPONSE REALIZATION IN RABBITS WITH DORSAL HIPPOCAMPUS LESION

L. S. Rytikova

Food conditioned reflexes and their differentiation were studied before and after electrolytic lesion of dorsal hippocampus in the rabbits. Hippocampal lesions did not significantly alter reflexes, but reliably decreased the rate of differentiation formation and the number of adequate reactions in differentiation experiments. The differentiation trained earlier was disturbed after hippocampal lesion. These disturbances do not reduce till pre-operational level.

Institute of Physiology of the T. G. Shevchenko University, Kiev

1. Айрапетьянц Э. Ш., Сотниченко.
2. Вавилова Н. М. Влияние на рефлексы у собак разного
3. Вайнштейн И. И., Пигарева
4. Воронин Л. Г. Сравнительно-рефлекторной деятельности
5. Гамбарян Л. С., Коваль И.
6. Дзидзишвили Н. Н., Унгадзе
7. Дуглас Р. Д. Снова к Павлову
8. Нуцубидзе М. А. Эмоциональная
9. Пигарева М. Л. Переключение
10. Черкес В. А. Передний мозг
11. Fijikova E., Marsala J. Stereocopy.
12. Karmos G., Grastyán E. Influ

Ин-т физиологии Киев. ун-та
им. Т. Г. Шевченко МВССО УССР

УДК 612.825.263:822.3

Реакции нейронов моторной коры на раздражение теменной коры

И. И. Коренюк

Функциональные связи между нейронами которой происходят на уровне, поступающих из разнородных источников (МК) играют существенную роль [1, 4, 5, 11, 18, 20, 25]. Ряд исследований показывают, что для правильного направления деятельности нейронов моторной коры необходимо наличие тонкого регулирования. Цель настоящей работы — изучение развивающихся на стимуляцию

Методика

Опыты проведены на 15 кошках, на которых производились внутрибрюшинно, а затем обезвреживали для внутрикоркового раздражения

1. Айрапетянц Э. Ш., Сотниченко Т. С. Лимбика.— Л.: Наука, 1967.— 117 с.
2. Вавилова Н. М. Влияние повреждения гиппокампа на следовые двигательные рефлексы у собак разного возраста // Журн. высш. нерв. деятельности.— 1974.— 24, № 4.— С. 720—727.
3. Вайнштейн И. И., Пигарева М. Л. Влияние повреждения гиппокампа на эмоциональное напряжение у крыс // Там же.— 1979.— 29, № 4.— С. 776—781.
4. Воронин Л. Г. Сравнительно-физиологические данные о роли гиппокампа в условно-рефлекторной деятельности // Структура и функция архипалеокортекса.— М., 1968.— С. 181—196. (Гарр. беседы; Т. 5).
5. Гамбарян Л. С., Коваль Н. Н., Гарибян А. А., Саркисян Ж. С. Условные двигательные рефлексы у кошек при повреждении гиппокампа // Журн. высш. нерв. деятельности.— 1972.— 22, № 6.— С. 1158—1165.
6. Дзидзишвили Н. Н., Унгуадзе А. А., Давитулиани Д. Ш. Влияние повреждения дорсального и вентрального гиппокампа на краткосрочную память кошки // Там же.— 1975.— 25, № 1.— С. 70—77.
7. Дуглас Р. Д. Снова к Павлову // Механизмы формирования и торможения условных рефлексов.— М., 1973.— С. 371—392.
8. Нуцубидзе М. А. Эмоциональная и замыкательная функции лимбической системы.— Тбилиси: Мецниереба, 1969.— 188 с.
9. Пигарева М. Л. Переключение однородных (пищевых) условных рефлексов у крыс после одновременного повреждения гиппокампа и миндалины // Журн. высш. нерв. деятельности.— 1980.— 30, № 4.— С. 710—718.
10. Черкес В. А. Передний мозг и элементы поведения.— Киев: Наук. думка, 1978.— 173 с.
11. Fijikova E., Marsala J. Stereotaxic podkorkovych struktur mozku krysy, kralika a kocry.— Praha, Statni Zdrav. nakl.— 1960.— 116 p.
12. Karmos G., Grastyan E. Influence of hippocampal lesions on simple and delayed conditional reflexes // Acta physiol. acad. scient. hung.— 1962.— 21, N 3.— P. 215—224.

Ин-т физиологии Киев. ун-та
им. Т. Г. Шевченко МВССО УССР

Поступила 20.12.83

УДК 612.825.263:822.3

Реакции нейронов моторной коры мозга кошки на раздражение теменной ассоциативной области

И. И. Коренюк

Функциональные связи между теменной ассоциативной областью (ТАО), в нейронах которой происходит сложная интеграция и переработка сигналов, поступающих из разных сенсорных систем, и моторной корой (МК) играют существенную роль в формировании двигательных команд [1, 4, 5, 11, 18, 20, 25]. Ряд авторов считают, что нейроны ТАО сообщают нейронам моторных областей коры информацию, необходимую для правильного направления движений во внешнем пространстве [17, 23]. При этом подчеркивается, что нервные клетки поля 5 осуществляют тонкое регулирование движений на основе соматического анализа, а нейроны поля 7 — на основе зрительного. Кроме того, высказано предположение, согласно которому ТАО — один из центров запуска произвольных движений, обеспечивающих осязательное (ручное) и зрительное исследование объектов окружающей среды, вызывающих интерес животного и находящиеся в пределах его досягаемости [3, 14, 21, 24]. Однако, несмотря на существенную роль функциональных связей ТАО с МК, нейронные механизмы, лежащие в основе влияния ТАО на нейроны МК, мало исследованы.

Цель настоящей работы — изучение реакций нервных клеток МК, развивающихся на стимуляцию ТАО.

Методика

Опыты проведены на 15 кошках, наркотизированных тиопенталом натрия (35—40 мг/кг, внутривенно), а затем обездвиженных d-тубокурарином (1 мг/кг, внутривенно). Для внутрикоркового раздражения ТАО (поля 5 и 7 супрасильвиевой извилины) исполь-