

ВЛИЯНИЕ ПЕРЦЕПТИВНОГО ОБУЧЕНИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ ИНСТРУМЕНТАЛЬНОГО УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА У КОШЕК ПОСЛЕ РАЗРУШЕНИЯ ФОРНИКСА

Г. Т. САРКИСОВ, И. И. КОВАЛЬ

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

На intactных и форникотомизированных кошках изучалось влияние предоперационного ознакомления с физическими свойствами будущего условного стимула на последующую выработку инструментального пищевого условного рефлекса.

Высказано предположение, что дефицит обучения оперированных животных, наблюдаемый на начальных этапах выработки условного рефлекса, обусловлен как затруднениями в использовании результатов предшествующего обучения (перцептивная память), так и трудностями формирования ассоциативной памяти.

Ինտակտ և փորձաշար ֆորնիկսի կատուների մոտ ուսումնասիրվել է ապագա պայմանական (ստիմուլի) զործերի ֆիզիկական հատկությունների հետ նախօրոք ծանոթության ազդեցությունը հետագա զործիքային սենդալին պայմանական «հիշերի» մշակման վրա:

Ենթադրվում է, որ վիրահատված կենդանիների մոտ պայմանական «հիշերի» մշակման սկզբնական փուլում է հայտնված ուսուցման դեֆիցիտը պայմանավորված է և նախադրող ուսուցման արդյունքների օգտագործման (պերցեպտիվ հիշողություն), և ասոցիատիվ ինդուկցիայի կազմավորման բարդացումով:

The influence of the preliminary acquaintance with the conditioned signal (perceptive learning) on the further elaboration of the instrumental alimentary conditioned reflex in the intact and fornical cats has been studied.

It has been assumed that learning deficit in the operated animals during the beginning of the conditioning is caused either by the difficulty in utilizing of the results of the preceding learning (perceptive memory) or by the difficulty in forming of the associative memory.

Ключевые слова: память, перцептивное обучение, инструментальный условный рефлекс, форникс.

Достижения нейрофизиологии и нейропсихологии последних двух десятилетий позволяют говорить о существовании различных форм памяти, отличающихся как по временному фактору (краткосрочная и долгосрочная память), так и по характеру запоминаемого материала [2, 3, 6, 15]. Это обстоятельство делает актуальной проблему изучения целенаправленного поведения в аспекте взаимодействия различных форм памяти. В связи с этим определенный интерес представляет точка зрения, согласно которой в организации условнорефлекторного поведения, наряду с ассоциативной памятью, обеспечивающей сохранение условных связей, вовлекается и перцептивная память (ПП), в которой сохраняется энграмма физических параметров непосредственного раздражителя, сформированная в результате перцептивного обучения (ПО) и являющаяся «эталонем» для опознания объектов внешнего мира [2, 6]. Отметим, что это положение созвучно с идеей И. П. Павлова, высказанной

ны еще в 1932 г., об образовании в кортикальном очаге сигнального раздражителя связей двойного рода: внутренних («функциональных») для образования «сложных раздражений» и условных с «различными деятельностями организма» [8, с. 388]. Эта идея И. П. Павлова может рассматриваться как исходная для появившихся в последующем концепций «местного условного рефлекса» [1] и «нервной модели стимула» [12]. Естественно, в связи с этим возникает вопрос о структурно-функциональном обеспечении ПО как необходимого звена в динамике формирования условного рефлекса.

В настоящем исследовании представлены результаты изучения ПП у кошек с выключенным гиппокампом в условиях выработки инструментального пищевого условного рефлекса.

Материал и методики. Опыты проводили на взрослых кошках средней массой 3,5 кг в условиях хронического эксперимента по методике инструментальных пищевых условных рефлексов (ИПР).

Камера для выработки ИПР имела кормушку, смонтированную в одну из боковых стенок, рядом с ней располагалась педаль, нажатием на которую животное имело возможность получить из кормушки пищевое подкрепление (5 г сырого мяса).

Вначале у 6 интактных и 6 кошек с выключенным гиппокампом вырабатывалась локальная двигательная реакция нажатия на педаль в камере для ИПР. Указанная реакция проводилась приманкой — кусочком мяса, которое демонстрировалось животному за прозрачной перегородкой из плексигласа. После выработки этого навыка животные были разделены на четыре группы. В первой группе (три интактные кошки) обучение ИПР начиналось через 24 ч после предварительного ознакомления с будущим условным сигналом (ПО), во второй (3 интактные кошки) — оно начиналось без предварительного ПО, в третьей (3 оперированные кошки) — через 24 ч после ПО, в четвертой группе (3 оперированные кошки) обучение проводилось без ПО.

Процедура ПО сводилась к 30-кратному предъявлению будущего условного сигнала (тон 200 Гц, интенсивность 70–116) вне камеры для ИПР. Длительность действия звукового сигнала 10–20 с, перерыв между ними 30–60 с. ПО проводилось у предварительно накормленных животных.

Выработка ИПР проводилась следующим образом. Одновременно с действием звукового сигнала включалась кормушка, и кошка имела возможность, нажав на педаль, получить пищевое подкрепление. Если в течение 5 с изолированного действия условного сигнала животное не нажимало на педаль, то эта реакция вызывалась демонстрацией мяса. Инструментальная реакция, совершаемая в пределах 5 с изолированного действия сигнала, квалифицировалась как правильная. За критерий обучения принималась 100%-ная правильная реакция в 10 последовательных пробах. Кошки обучались ИПР после суточной пищевой депривации.

Выключение гиппокампа производилось путем разрушения форинокс под микротомным наркозом по координатам $Fx = 7, L = 2,5, h = +7,5$ атласа мозга кошки [5, 14]. Применялся постоянный ток от генератора УМН-1 силой 5 мА при экспозиции 40 с. Животные брались в опыт на 8–10 день после операции. По окончании экспериментов мозг оперированных кошек подвергался морфологическому контролю с целью установления локализации и объема повреждения.

Результаты и обсуждение. Опыты показали, что среднее число предъявлений условного сигнала, необходимое для выработки ИПР, у интактных кошек с ПО составляет $21,6 \pm 3,3$, без ПО — 35 ($P < 0,05$ по критерию Стьюдента). У животных с поврежденным фориноксом не удалось выявить статистически значимых различий в скорости выработки на «знакомый» и «незнакомый» раздражитель (рис. 1, Б; $P > 0,05$). Вместе с тем следует отметить, что анализ фактического материала, основанный на оценке одного показателя обучения — числа предъявлений

условного сигнала), недостаточно полно отражает степень влияния ПО на динамику выработки ИУР. Так, сопоставление кривых обучения оперированных кошек с ПО и без ПО (рис. 2) с помощью критерия знаков выявило достоверную разницу между ними ($p=0,05$). Из рис. 2 видно, что уровень правильных реакций в группе 3 был в целом несколько выше, чем в группе 4. Это позволяет говорить о полной «нечувствительности» оперированных кошек к ПО.

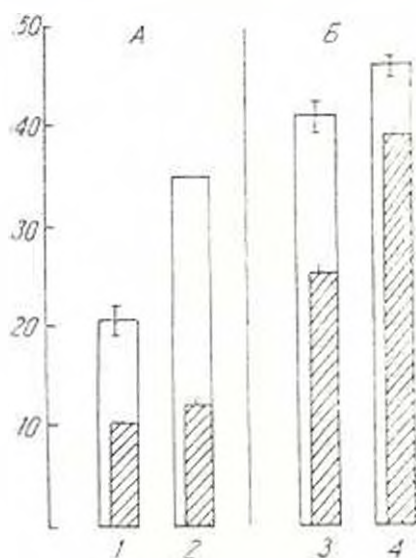


Рис. 1. Количество сочетаний, необходимое для выработки инструментального условного рефлекса у кошек (светлые столбики), для превышения 50%-ного уровня правильных реакций (зачерченные столбики), А—данные, полученные из intactных животных, Б—из оперированных. 1, 2, 3, 4—группы опытных животных (объяснение в тексте).

Таким образом, сравнивая эффективность обучения оперированных и intactных кошек с ПО и без него (рис. 1 и 2), следует допустить, что у intactных кошек оно заметно ускоряет последующую выработку ИУР, а у форникотомированных этот эффект менее выражен. Однако из этого вывода не следует, что дефицит обучения у оперированных животных в обсуждаемом эксперименте обусловлен исключительно нарушением ПП. Действительно, используемая схема эксперимента предполагает оценку ПП по показателям выработки ИУР. В свою очередь, эффективность обучения ИУР зависит от состояния ПП, но также от других факторов условнорефлекторного поведения, в особенности от той формы памяти, которая квалифицируется как «ассоциативная». По-видимому, дефицитом ассоциативной памяти можно объяснить тот факт, что форникотомированные кошки с ПО уступают по показателям обучения intactным животным без ПО (рис. 1). Так, скорость обучения ИУР во 2 группе достоверно превышает соответствующий показатель группы 3 ($p=0,05$ по критерию Вилкоксона-Манна-Уитни). Сопоставление кривых обучения указанных групп также выявило статистически достоверную разницу между ними ($P=0,05$ по критерию знаков).

Следовательно, можно высказать предположение, что дефицит способности к обучению ИУР у форникотомированных кошек обусловлен как затруднениями в использовании результатов предшествующего обучения (ПП), так и трудностями формирования ассоциативной памяти.

Очевидно, что проявление указанных форм памяти имеет решающее значение на ранней стадии выработки ИУР.

В целях количественной оценки эффективности обучения на начальном этапе выработки ИУР для всех групп животных определялось среднее число проб, необходимое для превышения уровня 50% правильных ответов (рис. 1; зачерченные столбики). Как видно из рис. 1, этот показатель у оперированных кошек с ПО в 2,5 раза выше, чем у аналогичной интактной группы ($P < 0.01$ по критерию Стьюдента). У оперированных животных без ПО этот же показатель превышает в 2,5—3 раза соответствующее контрольное значение ($P < 0.01$).

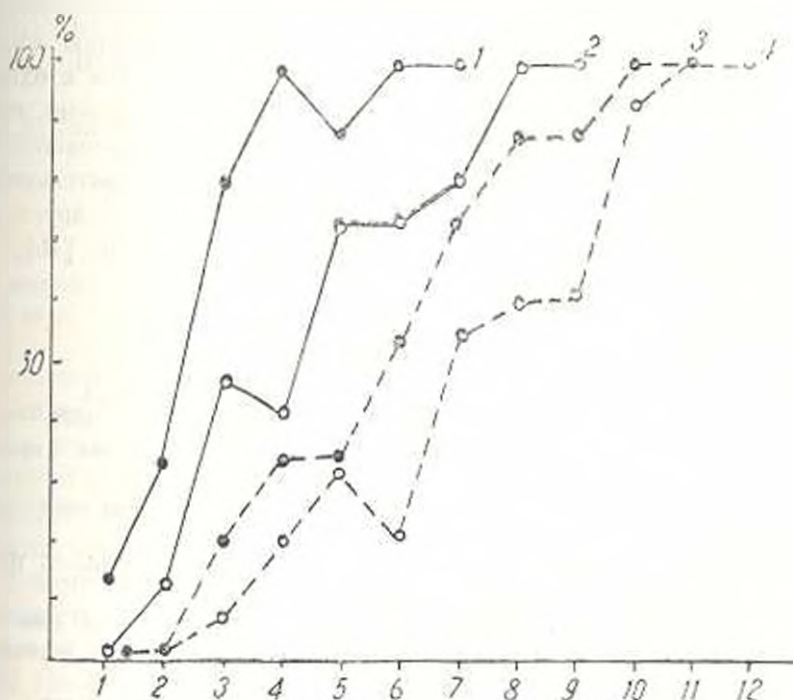


Рис. 2. Динамика выработки инструментального условного рефлекса у кошек. Ордината—процент правильных реакций, вычисляемый для последовательных блоков по пять проб; абсцисса—блоки, состоящие из пяти проб. 1, 2, 3, 4—группы подопытных животных.

Таким образом, приведенные данные свидетельствуют о сравнительно низком уровне правильного реагирования оперированных кошек именно на начальном этапе обучения ИУР. Эта особенность поведения животных с выключенным гиппокампом отражена в литературе и, несомненно, нуждается в дополнительном анализе. Здесь лишь укажем, что дальнейшее исследование данного явления, на наш взгляд, целесообразно проводить с помощью экспериментальных моделей памяти, основанных на переносе («трансфер») [9]. Полученные нами факты можно интерпретировать, вероятно, как эффект «положительного переноса». В самом деле, опыт, приобретаемый интактными кошками в одной ситуации (ПО), облегчает последующее обучение в изменившейся среде (ИУР, рис. 1 и 2). Вместе с тем необходимо обратить внимание на одну

особенность обсуждаемого эксперимента, интерпретируемую в качестве «трансфера» и представляющую интерес в плане дальнейших исследований. Дело в том, что изучение памяти на моделях «трансфера» обычно предполагает неизменность мотивационного фактора у подопытных животных при перемещении их из одной ситуации обучения в другую [10]. В обсуждаемом же эксперименте ПО проводилось у кошек на фоне отсутствия того мотивационного состояния (голод), на основе которого в последующем осуществлялась выработка ИУР. Однако из сказанного вовсе не следует, что ПО происходит вообще вне связи с какими бы то ни было потребностями организма, в результате «пассивного созерцания среды» [2]. Можно предположить, что формирование ПП начинается ориентировочно-исследовательской деятельностью животного, которая в свете современных представлений относится к одной из форм мотивационного поведения [7, 11, 13]. Иными словами, потребность в новой информации (удовлетворение «информационного голода») приобретает у многих видов млекопитающих самостоятельное значение и в определенных случаях способна конкурировать с другими потребностями организма, например, с потребностью в пище [16].

ЛИТЕРАТУРА

1. Асратян Э. А. Очерки по физиологии условных рефлексов. М., 1970.
2. Беленков Н. Ю. В кн.: Механизмы управления памятью, 97, Л., 1979.
3. Британишн Н. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М., 1974.
4. Делас Р. В кн.: Механизмы формирования и торможения условных рефлексов, 371, М., 1973.
5. Коваль Н. Н., Саркисов Г. Т. Журн. высш. нервн. деят., 33, 1, 10—25, 1983.
6. Копорский Ю. М. Интегративная деятельность мозга. М., 1970.
7. Онякин Г. П. Интегративная функция лимбической системы. Тбилиси, 1980.
8. Пивовар Н. П. Двухфазный опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М., 1973.
9. Саркисов Г. Т. В кн.: Проблемы нейрокибернетики, 274, Ростов, 1983.
10. Савицкий Г. Т., Коваль Н. Н., Галбинин Я. С. Журн. высш. нервн. деят., 34, 5, 896—903, 1984.
11. Сихонов П. В. В кн.: Экспериментальная нейрофизиология эмоций, 124, Л., 1972.
12. Соколов Е. Н. Механизмы памяти. М., 1969.
13. Berlyne D. E. In: Motivation and Emotion, 2, 2, 97—176, 1978.
14. Jasper H., Ajmony-Marsan C. A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat., Ottawa, 1954.
15. Mishkin M. In: Brain and Human Behavior, 187, Springer, Heidelberg, 1972.
16. Leckart B., Bennett K. Psychol. Res., 18, 253—260, 1968.

Поступило 9.VIII 1986 г.