

10. Latimer C. N., Kennedy T. T. J. *Neurophysiol.*, 24, 1, 66—79, 1961.
 11. Miller R. J. *Compar. Neurology*, 164, 3, 361—373, 1975.
 12. Toyama K., Matsuami K., Ohno T. *Brain Res* 14, 1, 513—517, 1969.

Поступило 7.IV 1987 г.

Биолог. ж. Армении, т. 41, № 3, 1988

УДК 612.821.6

К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

А. А. ГАРИБЯН, И. Ю. ХОДЖАЯНЦ, Т. В. ХАНАМИРЯН, Э. С. ГАМБАРЯН

Институт зоологии АН АрмССР, Ереван

Обсуждается вопрос о замыкании временной связи. Делается заключение, что при формировании условной временной связи замыкание основано не на образовании анатомической связи между центрами (безусловным и условным), а на формировании паттерна возбуждения, охватывающего мозг.

Քննարկվում է ժամանակավոր կապի միացման հարցը շեղանկյուն է պրկում. որ պայմանական կապի կազմավորման ժամանակ միացումը փնմվում է ոչ թե կրկու կենտրոնների միջև անատոմիական կապի առաջացման վրա (անպայման և պայմանական), այլ զրգոման պատտերնի կազմավորման վրա, որն ընդգրկում է ողնեղու:

The question of circuit of temporal connection has been discussed. It has been established that during the formation of conditional connection the circuit is based not on the formation of anatomical connection between two centres (no: conditional and conditional), but on the formation of irritation pattern, including the brain.

Кора больших полушарий—условный и безусловный рефлекс—замыкание временной связи.

До 1909 года в лаборатории И. П. Павлова бытовало представление, согласно которому образование условных рефлексов происходит путем замыкания временной связи между центром индифферентного раздражителя, находящимся в коре, и безусловным пищевым слюнным центром, расположенным в продолговатом мозге [1]. Однако со временем, когда было доказано, что безусловные рефлексы имеют свое представительство в коре головного мозга, в лаборатории Павлова пришли к убеждению, что замыкание происходит в пределах коры условного мозга между корковым представительством индифферентного раздражителя и центром безусловного рефлекса. Так формируется условный рефлекс.

В дальнейшем появились различные модификации этой точки зрения. Так, например, Асратян [2, 3] пришел к заключению, что условно-рефлекторное замыкание происходит в коре мозга между центрами двух безусловных рефлексов. По этому поводу он писал: «Согласно нашему представлению, условно-рефлекторная связь замыкается между нервными клетками корковых ветвей дуги безусловного рефлекса и дуги так называемого ориентировочного рефлекса, т. е., по существу говоря, между корковыми ветвями дуг двух безусловных рефлексов» [3, стр. 208].

Таким образом, в научной литературе окончательно утвердилось мнение, что образование новой нервной связи, замыкательный процесс,

целиком осуществляется корой головного мозга, т. е. в ней находятся не только пункты приложения бесчисленных индифферентных раздражений, но и деятельные пункты, представители безусловных рефлексов.

Однако в различных лабораториях методом экстирпации коры головного мозга [4, 14 и др.] были получены факты, свидетельствующие о том, что замыкание примитивных условных рефлексов происходит и без участия коры головного мозга, на уровне подкорковых образований. В связи с этим Беленков отмечал: «В какой степени подкорковые структуры участвуют в условнорефлекторной функции нормальных животных, приведенные выше материалы еще не показывают» [4, стр. 271].

А. Гасто, Н. Юшвиц и др., основываясь на данных Мэгюна [10] о ретикулярной формации, а также на результатах своих исследований пришли к заключению, что первичное замыкание временной связи происходит в пределах ретикулярной формации и отсюда передается в кору головного мозга [5]. Эта точка зрения подвергалась резкой критике со стороны учеников павловской школы. Особенно отрицательно к этому относился П. К. Анохин, считавший, что нейрофизиологические сдвиги подкорки являются вторичными проявлениями замыкания в коре головного мозга [1].

Перечисленные точки зрения о замыкательной функции основываются на представлении об образовании нервно-анатомической связи между двумя возбужденными точками коры. Известно, что некоторые условные рефлексы на адекватные экологические стимулы образуются очень быстро, после одного или двух сочетаний условного и безусловного раздражителей, т. е. настолько быстро, что за этот период времени никакая анатомическая связь не может образоваться, а использует уже имеющиеся анатомические связи. Кроме того, каждодневный опыт убеждает нас в том, что условный раздражитель в условнорефлекторном порядке вызывает не только реакцию безусловного рефлекса, что вытекает из концепции замыкания между двумя очагами возбуждения, но и формируется такой тип ответной реакции, который соответствует требованиям условий окружающей среды и не входит в дугу безусловного или врожденного рефлекса [5]. Мы думаем, что условный раздражитель через кору головного мозга вызывает реакцию определенной функциональной направленности (пищевую, оборонительную, половую и т. д.) в зависимости от того, с каким безусловным раздражителем он связан. Что же касается формы этой реакции, то она обуславливается текущими, изменяющимися условиями окружающей среды.

Используя методику полиэффекторной регистрации условных рефлексов, Анохин [1], Гамбарян [5] и др. обнаружили, что условный сигнал вызывает изменения не только спонной секреторной реакции, но и дыхания, кровяного давления, элементов крови, мышечной деятельности. Следовательно, условный рефлекс основан не на простом линейном замыкании рефлекторных дуг, а на образовании сложного комплекса взаимодействующих нейронных цепей, объединяющих различные анализаторы или их элементы (принцип полианализаторной деятельности [5]). Можно предположить, что каждое раздражение (имеется в виду мотивационное возбуждение, сигналы от обстановкающих раздражи-

телей, возбуждение от аппарата памяти и условного сигнала) вызывает возбуждение определенной констелляции нейронов, расположенных как в коре головного мозга, так и в нижележащих отделах. При последовательном действии индифферентного раздражителя с безусловным возникает несколько возбужденных паттернов, которые взаимодействуют между собой так, что формируется реакция, полезная для организма [1]. Взаимодействие между этими возбужденными констелляциями нейронов осуществляется благодаря нервным связям, которые имеются между ними, но не образуются заново. Эти связи обнаруживаются при морфологическом и электрофизиологическом изучении головного мозга. В лабораториях Людина [1], Ройтбака [12] и пр. показано, что в ответ на одиночное периферическое раздражение во многих пунктах коры появляются вызванные потенциалы. В опытах, проведенных нами, показано, что в этих условиях на одиночное раздражение вызванные потенциалы появляются во всех изученных нами глубинных образованиях мозга (стриопаллидарной системе, амигдале, люисовом теле, черной и безмянной субстанции и др.). В силу этого сигнал, действуя на организм, вызывает в мозге определенный паттерн возбуждения, который может включать в себя не только избранный нами безусловный рефлекс, но и элементы других безусловных рефлексов. В результате создается паттерн возбуждения, который реализуется в такой форме, которая приводит к необходимой полезной реакции организма.

Опыт показывает, что в создании такого нового типа возбуждения участвуют не только кора головного мозга, но и глубинные образования.

В наших опытах [6—9, 13, 15] было показано, что при частичном разрушении бледного шара, хвостатого ядра, скорлупы, люисова тела, гиппокампа, амигдалы, черной и безмянной субстанции временно нарушаются условные рефлексы, выработанные на пищевом и оборонительном подкреплении. При этом стабильно нарушается оперативная память. Животные только в 65—80% случаев правильно реагирует на условный сигнал. Эти опыты дают основание считать, что в объединении отмеченных центров, формирующих условный рефлекс, принимают участие как корковые отделы мозга, так и глубинные образования. Удельное значение каждого из них определяется функциональной сложностью и моторной дифференцированностью приобретенных форм условных приспособительных реакций.

Нами установлено, что периферическое раздражение вызывает активацию всех изучаемых нами глубинных образований мозга. Более того, форма реакции может меняться в зависимости от обетаночных раздражителей. Так, если выработать оборонительный условный рефлекс с правой задней конечности, а затем манжетку с электродами привязать к левой задней конечности, то животное на сигнал поднимает левую заднюю лапу, т. е. произойдет изменение формы реакции на один и тот же условный раздражитель. Манжетка будет предопределять характер реакции конечности, тогда как другие функции (дыхание, кровяное давление, ферментный состав крови и т. п.) останутся без изменений [3, 5 и др.].

Если наши рассуждения верны, а они базируются на фактах, описанных нами и другими авторами, то схему условного рефлекса можно представить в виде сложного паттерна возбуждения, охватывающего корковые отделы анализаторов и глубинные структуры мозга.

Расчленяя структуру одних безусловных рефлексов, приводя их в сочетание с другими безусловными рефлексами или их элементами, кора головного мозга в конечном итоге синтезирует новую, ранее не имевшуюся структуру рефлекса. Вслед за Ивановым-Смоленским мы называем эти рефлексы «условно-условными» [5]. Это означает, что такие рефлексы вызываются не только определенными условными сигналами, но и сама ответная реакция является приобретенной или условной. Условные рефлексы, которые повторяют реакцию безусловного, мы именуем «условно-безусловными». Первые рефлексы являются более существенными и эволюционным развитием животных и их приспособительной деятельности в окружающей среде.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
2. Асратян Э. А. Природа. 12. 74—87. 1937.
3. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. М., 1953.
4. Белеикова Н. Ю. Принципы целостности и деятельности мозга. М., 1980.
5. Гамбарян Л. С. Вопросы физиологии двигательного анализатора. М., 1962.
6. Гарибян А. А. Роль глубинных структур мозга в механизмах целенаправленного поведения. М., 1984.
7. Гарибян А. А., Судаков К. В., Гамбарян Л. С. В сб.: Глубинные структуры мозга и поведение. 7—31. Ереван, 1985.
8. Гарибян А. А., Ходжазянц Н. Ю., Гамбарян Л. С. Журн. высш. нервн. деят., 33, 4, 639—644. 1983.
9. Коваль И. И., Саркисян Г. Т., Гамбарян Л. С. Септо-гиппокамповая система и организация поведения. Ереван, 1986.
10. Мэри Г. Бодрствующий мозг. М., 1961.
11. Павлов И. П. Полн. собр. соч., 3, книга первая. М.—Л., 1951.
12. Ройтбак А. И. Биологические явления в коре больших полушарий. Тбилиси, 1955.
13. Саркисян Ж. С., Гамбарян Л. С. Паллидум, Ереван, 1984.
14. Ханачишвили М. М. Нейронально-модулированная кора. Л., 1971.
15. Ханачириян Т. В., Гамбарян Л. С. Успехи современной биологии. 36, 5. 269—277. 1986.

Поступило 18.V 1987 г.

ИНДУКЦИЯ ТЕПЛОВЫМ ШОКОМ РАДИОРЕЗИСТЕНТНОСТИ У ЭМБРИОНА ПТИЦЫ К МАЛЫМ ДОЗАМ ОБЛУЧЕНИЯ

В. А. ВАРДАНИЯН, М. А. КЮЧИКЯНЦ

Институт физиологии им. Л. О. Орбели АН АрмССР, Ереван

Обнаружено, что тепловой шок не только препятствует проявлению стимулирующего действия на эмбриогенез дозы 0,03 Гр, но и существенно снижает высокую эмбриональную детализацию, вызванную дозой облучения 0,1 Гр.