

И. Н. КОВАЛЬ

К ВОПРОСУ О РОЛИ ГИППОКАМПА В УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОМ ПОВЕДЕНИИ

Предположение, высказанное Гамбаряном [1, 2], о возможности образования условных двигательных рефлексов по системам «кора—кора» и «кора—подкорка—кора» допускает участие в формировании временной связи структур разных уровней центральной нервной системы. В этом плане большой интерес представляет изучение роли гиппокампа—структуры, по своему развитию занимающей промежуточное положение между новой корой и подкорковыми образованиями, в процессах замыкания и хранения условнорефлекторных связей. Важность этого вопроса определяется еще и тем, что опубликованные в литературе многочисленные данные противоречивы и не позволяют прийти к определенному заключению. Ряд авторов [4, 5, 6, 8, 10] полагает, что разрушение гиппокампа существенным образом ухудшает и затрудняет приобретение и сохранение условных рефлексов. По мнению других [7, 12, 13], разрушение гиппокампа не сказывается или сказывается в незначительной степени на условных рефлексах, но заметно влияет на условное торможение. Существует, кроме этого, точка зрения, что разрушение гиппокампа облегчает процесс обучения [9, 11].

Методика. Опыты проводились на 21 кошке обоих полов весом от 2,2 до 3 кг. У всех животных изучались натуральные и искусственные пищевые двигательные рефлексы в специальной камере с двумя кормушками. Выработка последних осуществлялась по такому же принципу, как при работе с односторонней кормушкой [3]. Натуральные условные рефлексы выражались в том, что при виде мяса, появляющегося за прозрачной перегородкой в стене камеры, кошка нажимала на педаль и автоматически получала пищу из кормушки.

Искусственные условные рефлексы вырабатывались на два раздражителя. На один из них (гудок) кошки должны были подойти к правой кормушке и нажать на педаль, чтобы получить пищу, а на другой (метроном) — к левой. При неправильном выборе стороны подкрепления система автоматической подачи пищи не срабатывала. Нажатие на педаль без сигнала регистрировалось как межсигнальная активность.

Кроме того, у некоторых животных вырабатывалась дифференцировка на тон. Были проведены две серии экспериментов. У одной группы животных вырабатывались условные двигательные рефлексы нажи-

ма на педаль с выбором стороны подкрепления, затем производилась электрокоагуляция гиппокампа, с другой стороны. Электрокоагуляция делалась в пяти точках по следующим координатам: 1. $Fr = 7$, $L = 11$, $h = -5$; 2. $Fr = 5$, $L = 13$, $h = -5$; 3. $Fr = 5$, $L = 4$, $h = +7,5$; 4. $Fr = 3$, $L = 6,5$, $h = +5$; 5. $Fr = 3$, $L = 12,5$, $h = -2$ атласа Джаспера и Айжемон-Марсана. По прохождении клинических явлений проверялась сохранность приобретенных форм поведения, а затем, спустя 10 опытов, т. е. в период восстановления условных рефлексов, производилось разрушение гиппокампа с противоположной стороны. Спустя 7—8 дней после второй операции снова проверялись условные рефлексы и дифференцировка к ним.

У другой группы животных сначала производилось одностороннее разрушение гиппокампа, затем (спустя 7—8 дней) начиналась выработка рефлексов. После их образования и закрепления производилось разрушение гиппокампа второй стороны. После завершения опытов кошки забивались, и мозг подвергался морфологическому исследованию для идентификации результатов.

Результаты исследования. После одностороннего разрушения гиппокампа кошки обычно на второй день просыпаются, ходят, заметно притопывая задней конечностью противоположной стороны операции и делая более частые повороты в сторону повреждения, чем в противоположную. К 5—7 дню двигательные нарушения полностью проходят. В первые дни после операции заметно сужены глазная щель и зрачок на стороне повреждения—эти явления проходят к 7—10 дню после операции. В первые три дня кошки слабо реагируют на ущемление хвоста, но в дальнейшем на болевые раздражители дают адекватную реакцию с поворотом головы к раздражающему агенту. При разрушении гиппокампа с второй стороны кошки просыпаются на 2—3 день. В остальном клиническая картина соответствует описанной. У 3-х кошек мы наблюдали эпилептиформные судороги на 3—5 день после операции.

Опыты показали, что одностороннее разрушение гиппокампа не приводит к выпадению натурального условного рефлекса, а искусственный восстанавливается в среднем после 3—5 сочетаний (рис. 1). Этот факт, вероятно, можно объяснить тем, что кошки брались в камеру не позднее 7-го дня, когда еще не вполне оправлялись от операционной травмы, и угнетение преимущественно сказывалось на более хрупких условных искусственных рефлексах. При одностороннем разрушении гиппокампа имели место ошибки в выборе стороны подкрепления. Так, если у интактных кошек случаи правильного выбора составляли в среднем 99,5%, то у односторонне оперированных кошек снизились до 91% (рис. 2). Раствормаживание дифференцировок после односторонней гиппокампэктомии также наблюдалось у всех подопытных животных. Если у интактных кошек дифференцировка составляла в среднем 93%, то у оперированных — 83% (рис. 3). Изменения латентного периода условного рефлекса после одностороннего разрушения не обнаруживали какой-либо четкой закономерности: у одних животных латентный период

возрастал, у других — не менялся, а у некоторых был меньше дооперационного. Но в среднем наблюдалась тенденция к повышению латентного периода: до операции латентный период составлял на гудок 3,1 сек, а после операции—3,6 сек, на метроном—2,6 и 3,6 сек соответственно.

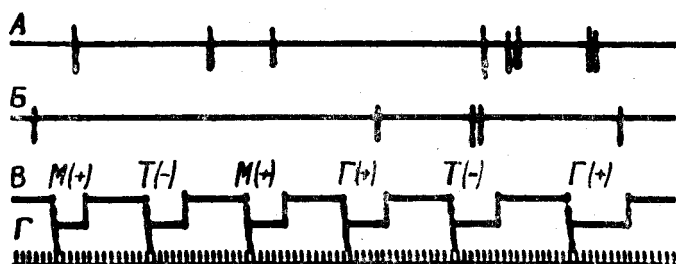


Рис. 1. Кот Орион. Условные двигательные рефлексы после одностороннего разрушения гиппокампа. А—отметка нажатия на левую педаль (метроном); Б—отметка нажатия на правую педаль (гудок); В—отметка раздражителя; Г—отметка времени. М (+)—период действия метронома, Г (+)—период действия гудка, Т (+) — время действия дифференцировочного тока.

Разрушение гиппокампа у этих же животных с другой стороны привело к еще большим нарушениям в условнорефлекторном поведении. Опыты, проведенные на 7—9 день после операции, показали, что для восстановления натурального условного рефлекса требовалось в среднем 7 сочетаний, а искусственного — 8—9. У всех животных наблюдалось закономерное удлинение латентных периодов: на гудок он возрос в среднем на 2 сек, на метроном—на 2,3 сек. Правильность выбора стороны снизилась на 22% в сравнении с интактными животными (рис. 2).

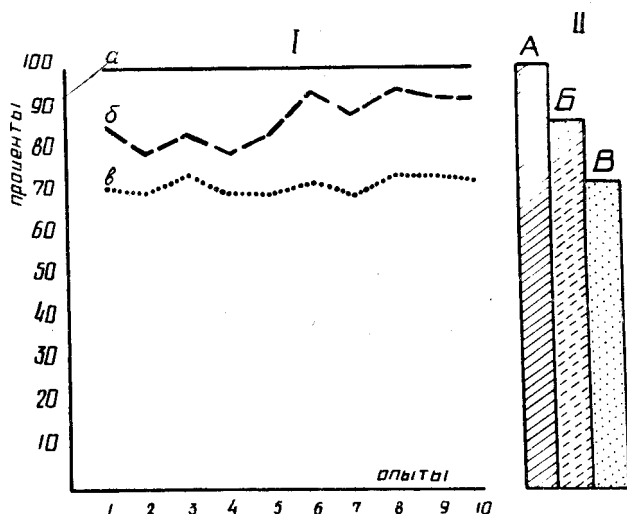


Рис. 2. Кот Орион. Выбор стороны подкрепления. Ia—динамика правильного выбора стороны подкрепления в % до операции; Ib—после одностороннего разрушения гиппокампа; Iv—после двустороннего разрушения гиппокампа. IIA—средняя величина правильного выбора стороны подкрепления в % до операции; IIB—после односторонней гиппокампэктомии; IIV—после двусторонней гиппокампэктомии.

Имело место еще большее растормаживание дифференцировки — в среднем — на 17%, по сравнению с интактными животными (рис. 3).

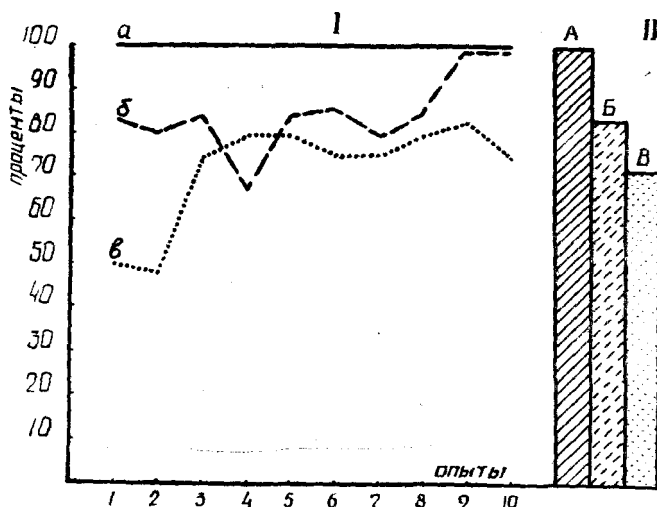


Рис. 3. Кот Орион. Дифференцировка. Ia—изменения дифференцировки в % до операции; Ib—после односторонней гиппокампэктомии; Ib—после двусторонней гиппокампэктомии.

На рис. 4 приводятся срезы мозга, показывающие степень повреждения гиппокампа у кота Орион, характеристика условного рефлекса которого приводится выше.

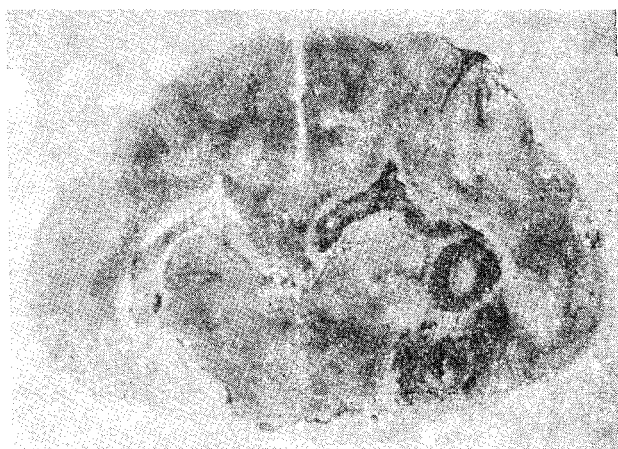


Рис. 4. Срезы мозга кота Орион.

Вторая серия экспериментов показала, что после одностороннего разрушения гиппокампа замедляется скорость выработки условных рефлексов. В период выработки условного натурального рефлекса оперированные кошки могли нажать на педаль, но, не съев мясо, убежать к другой кормушке. Или же, наоборот, съев мясо, продолжали топтаться у этой кормушки, царапать чашечку, пытались получить мясо из той же

кормушки. Иногда очень трудно было привлечь внимание подопытного животного к окошечку, за которым показывалось мясо. Поэтому натуральный условный рефлекс у этой группы животных вырабатывался втрое медленнее (на 40-м сочетании), чем у контрольной (на 13-м сочетании). В дальнейшем, в начале процесса выработки искусственного условного рефлекса оперированные кошки на звуковой сигнал проявляли повышенную двигательную активность, метались от кормушки к кормушке, нажимали на любую педаль. Часто, нажав на педаль правильно, они не съедали мяса, а продолжали бегать от одной кормушки к другой, поочередно нажимая на педали. Условные искусственные рефлексы вырабатывались вдвое медленнее (на 40-м сочетании), чем у интактных животных (на 18—20 сочетании). С течением времени кошки привыкли более или менее различать сигналы, но правильный выбор стороны подкрепления все же оставался на очень низком уровне (в среднем 52%), несмотря на то, что применялось до 350—400 сочетаний. Латентный период на звуковые сигналы был примерно вдвое дольше, чем у интактных. Это можно объяснить тем, что животные иногда по нескольку раз переходили от одной кормушки к другой перед тем, как нажать на педаль. Разрушение гиппокампа у таких животных с противоположной стороны приводило к увеличению латентного периода на гудок на 1,1 сек, а на метроном—1,7 сек. Правильный выбор стороны подкрепления снизился до 46%.

Таким образом, разрушение гиппокампа приводит к появлению ошибок в выборе стороны подкрепления, растормаживанию дифференцировок и удлинению латентного периода на звуковые раздражители, но не отражается на локальных двигательных реакциях.

Неполное разрушение гиппокампа замедляет выработку натурального условного рефлекса в 3 раза, а искусственного — в 2 раза по сравнению с интактными животными. Правильный выбор стороны подкрепления у гиппокампэктомированных животных составлял в среднем 52%.

Лаборатория нейробионики
АН АрмССР

Поступило 26.III 1970 г.

Ի. Ն. Կովալ

ՊԱՅՄԱՆԱ-ՌԵՅԼԵԿՏՈՐԱՅԻՆ ՎԱՐՔԱԳԾՈՒՄ ԳԻՊՈԿԱՄՓԻ ԴԵՐԻ ՀԱՐՅԻ
ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրվել է գիպոկամպի քայքայման ազդեցությունը մշակված մար-
տողական շարժողական պայմանական ռեֆլեքսի, ինչպես նաև վարժողական
պրոցեսի վրա:

Հետազոտությունները ցույց են տվել, որ՝

1. Գիպոկամպի քայքայումը հանգեցնում է սնուցման կողմի սխալ ընտրությունը, դիֆերենցիացիայի արգելակմանը և թաքնված ժամանակաշրջանի երկարացմանը ձայնային ազդանշաններին, բայց չի անդրադառնում լոկալ շարժողական ռեակցիաների վրա:

2. Գիպոկամպի մասնակի քայքայումը կտրուկ կերպով դանդաղեցնում է բնական ու արհեստական ռեֆլեքսների արտադրումը և անհնար է դարձնում սնուցման կողմի 100% ճիշտ ընտրությունը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Гамбарян Л. С. О функциональной и анатомической структуре условного двигательного рефлекса. Ереван, 1959.
2. Гамбарян Л. С. Вопросы физиологии двигательного анализатора. М., 1962.
3. Гамбарян Л. С., Ганадян В. О., Гарибян А. А., Саркисян Ж. С. Биологический журнал Армении, 19, 9, 101—106, 1966.
4. Воронин Л. Г., Семенова Ж. П. Журн. высшей нервной деятельности, 18, 4, 574—582, 1968.
5. Воронин Л. Г., Семенова Ж. П. Физиология и патология лимбико-ретикулярного комплекса. М., 1968.
6. Нуцубидзе М. А. Сообщ. АН ГрузССР, 26, 1, 79—86, 1961.
7. Crastyan E., Karmos G. Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique. Paris, 1962.
8. Kaada B. R., Rasmussen E. W., Kwiem O. Exptl. Neurol. 3, 4, 333—355, 1961.
9. Kimble D P., Costnell D. J. Compar and Physiol, Psychol. 65, 2, 290—294, 1968.
10. Orbach J., Milner B., Rasmussen M. D. Arch. of Neurol. 3, 3, 230—251, 1960.
11. Rabe A., Haddad R. K. Exptl. Brain Res. 5, 4, 259—266, 1968.
12. Shapiro M. Gol al. Kellaway P. Exptl. Neurol. 13, 2, 128—144, 1965.
13. Stepien L., Gordeau J., Rasmussen F. Brain. 83, 3, 470—489, 1960.