ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
т. XXVII, № 6, 1974

УДК 591.1

А. С. СОСНОВСКИЙ, К. В. СУДАКОВ

# РОЛЬ МОТИВАЦИОННОГО И ОБСТАНОВОЧНОГО ВОЗБУЖДЕНИЙ В ФОРМИРОВАНИИ ПИЩЕВЫХ УСЛОВНЫХ ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ У КРОЛИКОВ

В хронических и острых экспериментах изучали особенности взаимодействия обстановочного и мотивационного раздражителей в проявлении условной пищевой реакции кроликов. Установлено, что в результате этого взаимодействия формируется предпусковая интеграция возбуждений, которая определяет реакцию животного на пусковой стимул.

С точки зрения теории функциональной системы [2] ведущей стадией организации целостного поведенческого акта является стадия афферентного синтеза. На этой стадии под влиянием доминирующей мотивации в центральной нервной системе происходит избирательная мобилизация следов приобретенного опыта (памяти) [8]. Кроме того, в построении целенаправленных актов не менее важное значение имеет окружающая обстановка, отдельные раздражители которой в связи с индивидуальным опытом могут стать пусковыми. Обстановочные раздражители могут способствовать или препятствовать доминированию какой-либо мотивации, иногда устраняя одну и приводя к появлению другой [1, 4, 6, 12].

Многочисленными исследованиями, проведенными в лаборатории П. К. Анохина, установлено, что в ходе афферентного синтеза формируется центральная интеграция возбуждений, определяющая поведение животного в данный момент времени. Эта «предпусковая интеграция» [2] проявляется комплексом вегетативных сдвигов, перераспределением мышечного тонуса и другими изменениями.

Закономерности формирования предпусковой интеграции лежат в основе таких феноменов, как «переключение» [4], «укороченные условные рефлексы» [6], «установка» [10], подробно исследованных в других лабораториях.

Формирование стадии афферентного синтеза в поведенческом акте связано с взаимодействием на отдельном нейроне коры головного мозга различных по качеству и биологической специфике возбуждений [3]. Поэтому вероятно, что различные поведенческие реакции, возникающие на один и тот же раздражитель в различной обстановке, имеют в своей основе различное исходное состояние корковых нейронов. Это состояние нервных клеток в свою очередь может выражаться через соответствующие статистические параметры их импульсации [9, 11, 13, 14].

Исходя из этого, мы поставили перед собой задачу выяснить, в какой степени мотивационное, обстановочное и пусковое возбуждения взаимодействуют в организации пищевой целенаправленной деятельности. Может ли специальный обстановочный раздражитель после выработки в его обязательном присутствии пищедобывательного навыка повлиять на мотивационное возбуждение и на реакцию животного на выработанный условный пусковой раздражитель? С другой стороны, в какой степени выработанные условные реакции животного на пусковой и обстановочный раздражители зависят от исходной величины голодного мотивационного возбуждения? Нас особенно интересовал вопрос, что привносят мотивационное, обстановочное и пусковое возбуждения в деятельность отдельных нейронов сенсомоторной коры мозга кроликов после выработки и закрепления пищедобывательного навыка?

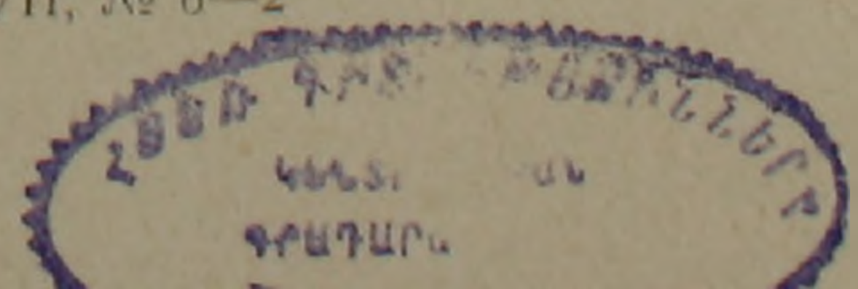
*Материал и методика.* У 14 кроликов в специальной камере вырабатывали условную инструментальную пищедобывательную реакцию. Не позже, чем через 30 сек после вспышки лампы кролик должен был подойти к кольцу и потянуть за него. При этом в кормушку поступало 10—20 г капусты или моркови. Инструментальную реакцию вырабатывали в обстановке постоянного звучания тона 100 гц интенсивностью около 8 дб, наличие которого было непременным условием подкрепления. Сигнальный световой и обстановочный звуковой раздражители подавали в камеру при помощи фотофоностимулятора «Сонеклят» фирмы «Альвар», причем громкоговорители были расположены непосредственно в камере, а импульсная лампа—у входа в нее. За один эксперимент условный раздражитель предъявляли кролику не более 15—20 раз. Межсигнальные интервалы варьировали в пределах 1—5 мин. Регистрировали латентный период инструментальной реакции, а также поведение кроликов в межсигнальных периодах.

Обученным кроликам вживляли биполярный нихромовый электрод в «центр голода» латерального гипоталамуса по методике Лилли [8]. Электрическое раздражение прямоугольными импульсами тока (2—5 в, 1 мсек, 50 гц) в тестирующих экспериментах вызывало у накормленных кроликов поедание предложенного корма. Затем у сытых кроликов исследовали влияние мотивационного возбуждения различной силы, а также обстановочного и пускового раздражителей на протекание ранее выработанной условной инструментальной реакции в камере. После этого кроликов брали в острый эксперимент и под уретановым наркозом исследовали взаимодействие указанных раздражителей на отдельных нейронах сенсомоторной коры головного мозга. В остром эксперименте использовали пороговую, ранее тестированную по появлению пищевой реакции силу раздражения латерального гипоталамуса.

Импульсную активность нейронов регистрировали стеклянным микроэлектродом, который был фиксирован на черепе кролика. Стандартная программа регистрации активности нейрона строилась следующим образом: а) регистрация фоновой активности нейрона; б) исследование реакции на предъявление 20 вспышек света, служивших ранее пусковыми условными сигналами; в) исследование реакции на 20 вспышек света на фоне звукового раздражителя, служившего ранее обстановочным; г) исследование активности нейрона при предъявлении вспышек света на фоне раздражения «центра голода» латерального гипоталамуса; д) исследование реакции нейрона на предъявление вспышек света на фоне одновременного действия звукового раздражителя и стимуляции латерального гипоталамуса.

Каждый из этапов регистрации нейронной активности длился около 2—3 мин, промежутки между ними—около 1,5 мин. Импульсную активность нейронов одновременно с отметкой времени и наносимых раздражителей записывали на ленте чернильнопишущего осциллографа. Регистрировали количество нейронных разрядов за последовательные 1-секундные интервалы. После эксперимента вычисляли среднюю частоту (f ср) и коэффициент вариации (V) разрядов нейронов в каждом из этапов программы. Ана-





лиз динамики полученных величин, особенно средних значений частоты, был затруднен большим разбросом вычисленных параметров у различных нейронов. Поэтому для расчетов использовали относительную величину—коэффициент роста K, равный для каждого этапа программы отношению значения величины f ср или V к их значению за предыдущий период. Для удобства сравнения относительных величин брали их логарифмы. Рассчитывали среднее для всех нейронов серии значение K за каждый этап программы. Достоверность изменения значения параметра оценивали по достоверности отличия lgK от нуля с помощью t-критерия Стьюдента.

*Результаты и обсуждение.* Проведенные нами эксперименты показали, что обученные кролики после суточного голодания при наличии обстановочного раздражителя через 5—20 сек после предъявления условного сигнала приближались к кольцу и, потянув за него, съедали весь полученный корм. По мере насыщения животных в ходе эксперимента латентный период реакции на пусковой раздражитель, как правило, удлинялся и сокращалось число инструментальных реакций в межсигнальном периоде.

После упрочения инструментального навыка, для чего требовалось около 200 сочетаний, изучали влияние использованного нами звукового обстановочного фактора на характер условной пищедобывательной реакции. Для этого обстановочный раздражитель из эксперимента исключали. Как показали опыты, помещение животных в камеру без обычного звукового фона вызывало у них ориентировочную реакцию. Кролики обследовали камеру, затем успокаивались. Характерно, что на пусковой световой сигнал они при этом не реагировали. Реакция восстанавливалась только после 5—10 предъявлений условного раздражителя, а затем угасала при отсутствии подкрепления. Таким образом, применяемый обстановочный раздражитель в процессе выработки и закрепления инструментального пищедобывательного навыка прочно вошел в состав афферентного синтеза, и его отсутствие нарушало реакцию животных на условный пусковой раздражитель.

В следующей серии опытов изучалось влияние обстановочного раздражителя на характер проявления пищевых мотивационных реакций в экспериментальной камере. Как правило, накормленные перед опытом кролики лежали в камере спокойно и, даже в ответ на условные пусковые раздражители, не проявляли видимых реакций. Однако раздражение «центра голода» латерального гипоталамуса приводило у них к возникновению условных пищедобывательных реакций, а также вызывало учащение межсигнальных реакций.

Иная картина наблюдалась при помещении накормленных животных в камеру без обычного обстановочного раздражителя. У 6 кроликов при этом отмечалось повышение порога пищевой реакции (поедание предложенного корма), возникающей при раздражении гипоталамуса, на 1—2 в по сравнению с этой же реакцией вне камеры. Условные раздражители начинали вызывать пищедобывательную реакцию в отсутствие обстановочного раздражителя только при усилении стимуляции мотивационных центров гипоталамуса на 1—2 в, т. е. приблизительно до порога возникновения в этих условиях выраженных пищевых реак-

ций. Иногда при этом наблюдались инструментальные пищедобывательные реакции и в отсутствие условных раздражителей.

Все это указывало на то, что исключение обстановочного раздражителя, который вошел в процессе выработки условной пищедобывательной реакции в афферентный синтез, вызывало нарушение мотивационных реакций животных.

Факт возникновения условных пищедобывательных реакций при увеличении силы раздражения мотивационного центра гипоталамуса, даже при отсутствии ранее значимого обстановочного раздражителя, поставил перед нами вопрос, в какой степени уровень исходной мотивации может влиять на характер условной инструментальной пищедобывательной деятельности?

С этой целью изучали влияние длительного (2—3 суток) голодания на кроликов. Проведенные опыты показали, что длительное голодание в камере приводило к повышению исходной двигательной активности животных. В межсигнальный период они не отходили от кольца, непрерывно тянули за него. Исключение звукового фонового раздражителя, приводящее после кратковременного голодания к подавлению выработанного пищедобывательного навыка, в этом случае не оказывало заметного влияния. Иногда в этих условиях выработанный условный навык мог быть вызван не только специфическим пусковым стимулом, но и некоторыми индифферентными раздражителями (манипуляции экспериментатора, случайные шумы и т. д.).

Таким образом, опыты показывают, что исходное мотивационное возбуждение, входя в состав афферентного синтеза, способно само по себе при достаточной силе мотивации обеспечить целенаправленную инструментальную пищедобывательную деятельность, даже в отсутствие ранее значимых условных пусковых и обстановочных раздражителей.

Подводя общий итог поведенческой серии экспериментов, необходимо отметить следующее. Обстановочный раздражитель в процессе выработки условного пищедобывательного навыка приобретает императивное значение для его выявления. После исключения обстановочного раздражителя, даже при наличии соответствующей пищевой мотивации (если она недостаточно сильна), ранее выработанный и упроченный пищедобывательный навык утрачивается. Исключение обстановочного раздражителя, вошедшего в афферентный синтез пищедобывательной реакции, приводит также к возрастанию порога возникновения пищевой мотивации при непосредственном электрическом раздражении «центра голода» латерального гипоталамуса. Только значительное повышение уровня мотивационного возбуждения (длительное голодание или раздражение пищевых центров гипоталамуса) приводит к формированию пищедобывательного поведения, несмотря на отсутствие обстановочных и даже специальных пусковых раздражителей. Все это свидетельствует о том, что в процессе выработки инструментальных условных пищедобывательных реакций на стадии афферентного синтеза наблюдается тесное взаимодействие пищевых обстановочных и мотивационного возбуж-

дений. Они создают предпусковую интеграцию, вскрываемую пусковым (условным) раздражителем.

Эти опыты позволили нам приступить к серии острых экспериментов для выяснения роли мотивационного, обстановочного и пускового возбуждений в деятельности отдельных нейронов сенсомоторной коры у ранее обученных кроликов.

В острых опытах на обученных кроликах исследовали активность 37 нейронов сенсомоторной коры. В контрольных экспериментах зарегистрированы 33 нейрона необученных кроликов, незнакомых с применяемыми раздражителями. До нанесения раздражений фоновая частота нейронной активности у обученных кроликов (5,26±1,39 имп/сек) не отличалась от средней частоты разрядов у необученных кроликов (4,54±1,16 имп/сек). Коэффициенты вариации в этих группах нейронов также существенно не различались (соответственно 0,69±0,15 и 0,67±0,14) (рис. 1, 2).

Предъявление 20 вспышек света, которые служили у обученных кроликов пусковыми раздражителями, вызывало изменение фоновой активности лишь нейронов необученных кроликов. Это изменение выражалось в повышении коэффициента вариации V (K=1,12), что может быть обусловлено возникновением ориентировочной реакции.

Под действием такой же серии вспышек света на фоне звукового (для обученных кроликов—обстановочного) раздражителя происходили значительные изменения статистических параметров активности нейронов обученных кроликов. Для них в ответ на это воздействие было характерно учащение импульсации (K=1,20) с одновременной регуляризацией ритма (снижением V, K=0,86). В контрольной группе, наоборот, наблюдалась тенденция к дальнейшему повышению вариабельности ритма импульсации. При этом отмечалось достоверное отличие значений указанных параметров у нейронов обученных и необученных кроликов.

После выключения звука частота импульсации нейронов обученных кроликов быстро падала (K=0,86), при этом коэффициент вариации продолжал снижаться (K=0,89). У необученных кроликов на этом этапе начиналось снижение V (K=0,83).

Во время предъявления вспышек света на фоне раздражения мотивационных центров гипоталамуса нейроны сенсомоторной коры обученных кроликов повышали среднюю частоту разрядов (K=1,29). Нейроны необученных кроликов изменяли частоту несколько слабее (K=1,13), однако это нарастание частоты активности продолжалось и после выключения раздражения (K=1,33). Одновременно у них снижался коэффициент вариации (K=0,85), который после выключения раздражения оставался на том же уровне (K=1,04).

Как у обученных, так и у необученных животных введение звукового раздражения на фоне стимуляции мотивационных центров гипоталамуса практически не приводило к дальнейшему изменению статистических параметров нейронной активности.

Кроме этих выраженных изменений частоты и регулярности ритма

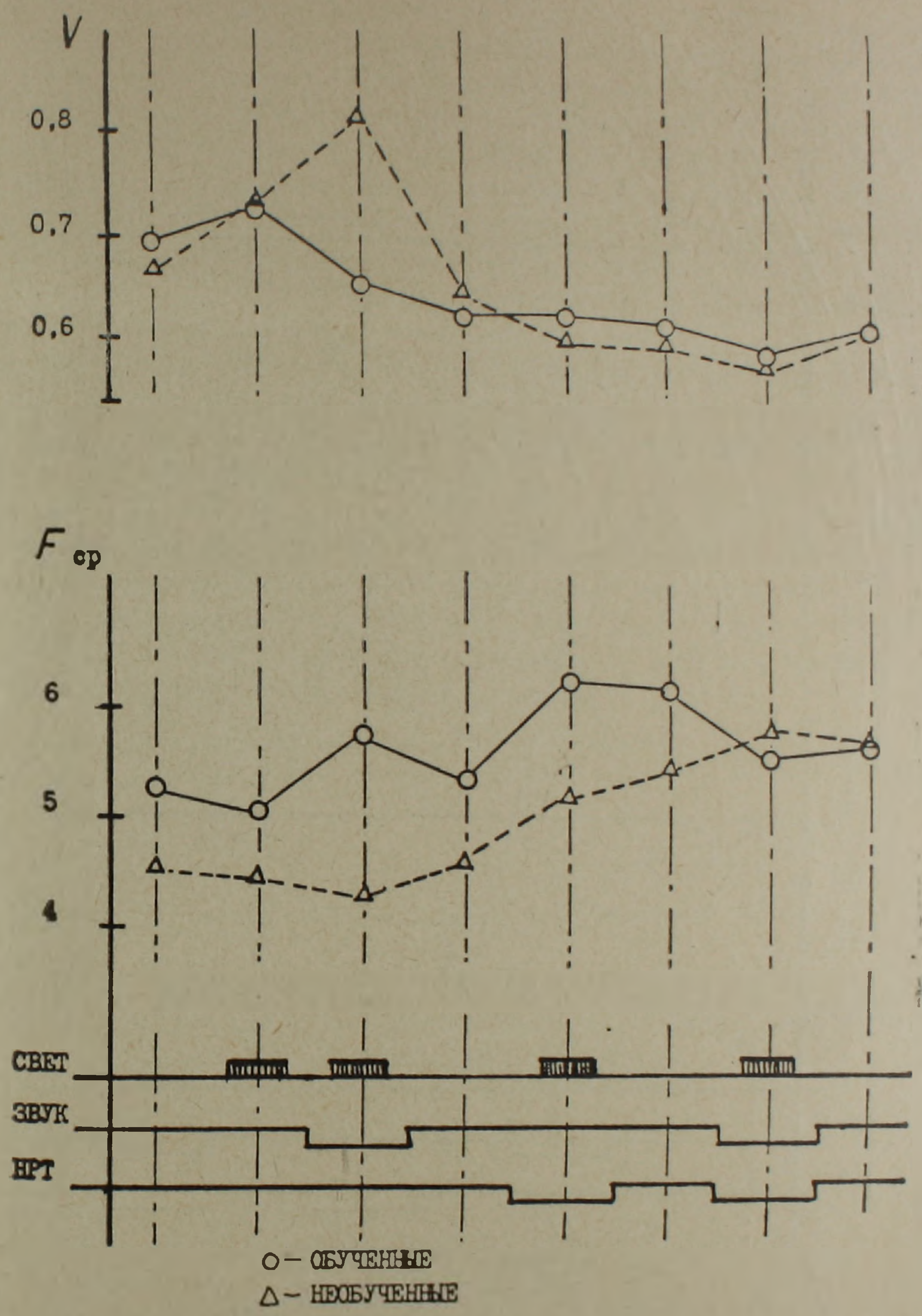



Рис. 1. Изменение средней частоты (f ср) и коэффициентов вариации (V) у нейронов сенсомоторной коры головного мозга кроликов при воздействии раздражителей согласно программе эксперимента. Сплошная линия — обученные кролики; пунктирная — необученные кролики.

нейронной активности, по мере предъявления определенных программой раздражителей в обеих группах наблюдалась общая тенденция к повышению частоты и снижению коэффициента вариации. Однако у обученных кроликов эта тенденция становилась особенно выраженной и достоверной после предъявления звукового обстановочного раздражителя, а

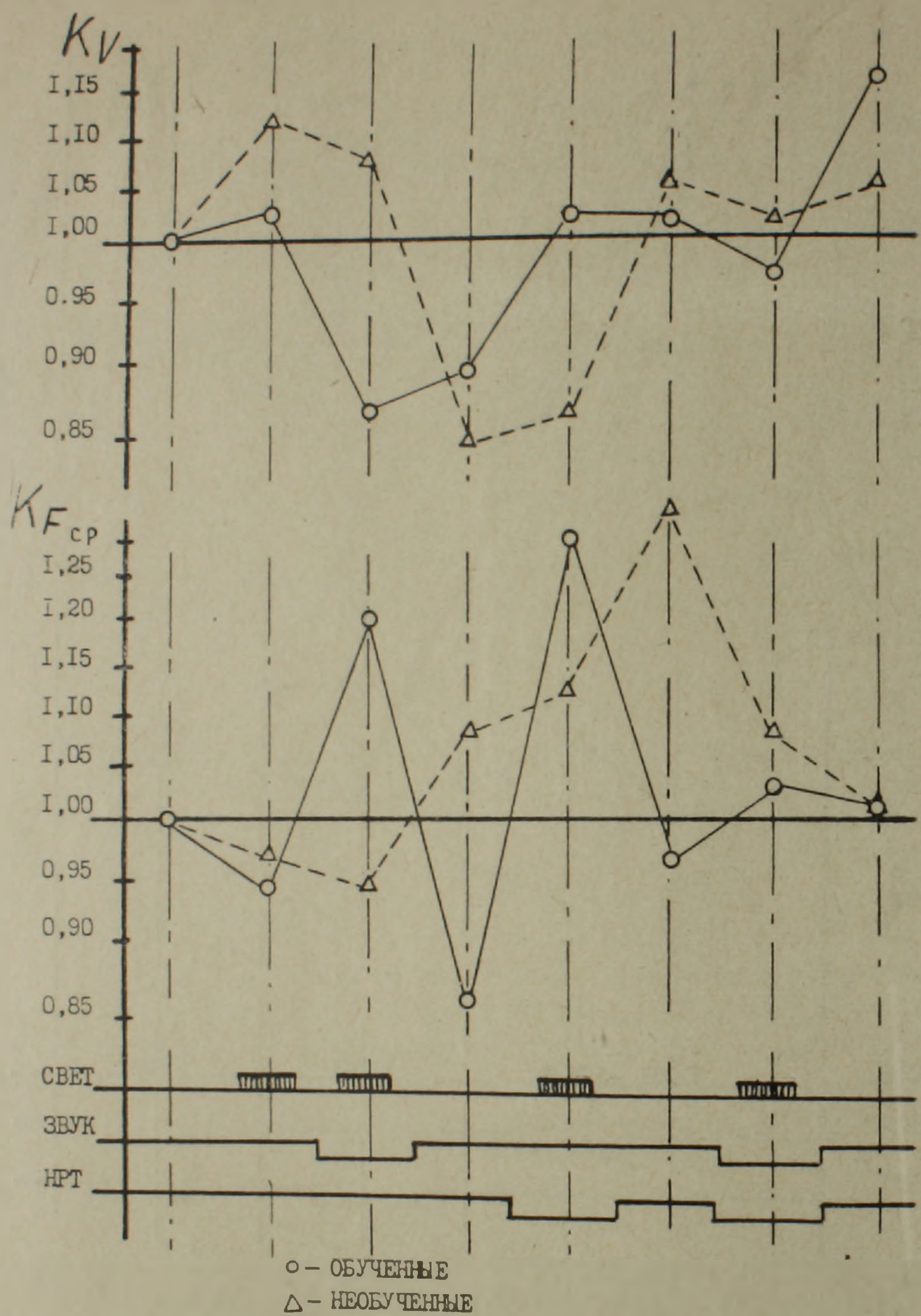



Рис. 2. Динамика изменения f ср. и V по этапам программы, выраженная в относительных единицах—коэффициентах роста К. Сплошная линия—обученные кролики; пунктирная—необученные кролики.

у необученных—только после электрического раздражения гипоталамуса (рис. 2).

Влияние предшествующей стимуляции на активность следующего зарегистрированного нейрона практически было незначительным. К тому же программу стимуляции повторяли не раньше, чем через 20 мин после окончания предыдущей серии воздействий.

Итак, эксперименты этой серии позволили нам установить, что раздражение мотивационных центров гипоталамуса оказывает выраженное влияние на активность нейронов сенсомоторной области как у обученных, так и необученных кроликов. Отличительной особенностью реакций нейронов сенсомоторной коры обученных животных явилось изменение их активности при действии обстановочного раздражителя, ранее участвовавшего в выработке условного пищедобывательного навыка. Обучение животных существенно изменяло реакции нейронов сенсомоторной коры на условный стимул. У обученных кроликов серия пусковых раздражителей изменяла статистические параметры активности корковых нейронов лишь в присутствии обстановочного и мотивационного возбуждений. При этом обстановочный и мотивационный раздражители вызывали по изученным нами показателям однонаправленное изменение активности корковых нейронов.

Из проведенных опытов можно заключить, что у обученных кроликов пусковое, обстановочное и мотивационное возбуждения способны конвергировать на одних и тех же нейронах сенсомоторной области коры больших полушарий, благодаря чему создаются предпосылки построения аппарата афферентного синтеза и предпусковой интеграции, вскрываемой условным стимулом.

Московский медицинский институт им. И. М. Сеченова,
кафедра нормальной физиологии

Поступило 12.XI 1973 г.

Ա. Ս. ՍՈՍՆՈՎՍԿԻ, Կ. Վ. ՍՈՒԴԱԿՈՎ

## ՄՈՏԻՎԱՑԻՈՆ ԵՎ ՇՐՋԱՊԱՏԱՅԻՆ ԳՐԳՌՆԵՐԻ ԴԵՐԸ ՃԱԳԱՐՆԵՐԻ ՍՆՆԴԱՅԻՆ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ԳՈՐԾԻՔԱՅԻՆ ՌԵՖԼԵՔՍՆԵՐԻ ՁԵՎԱՎՈՐՄԱՆ ԸՆԹԱՑՔՈՒՄ

### Ամփոփում

*Հետազոտությունները ցույց են տվել, որ ինչպես սննդային մոտիվացիայի բացակայությունը, այնպես էլ հատուկ շրջապատային գրգռիչի բացակայությունը լրիվ խափանում են վաղորոք ձեռք բերված սննդային գործիքային պայմանական ռեակցիան։ Այդ դեպքում մոտիվացիոն գրգռումը կատարում է առաջատար դեր սննդի հայթայթման վարքագծի կազմակերպման գործում և նրա ուժեղացումը հանգեցնում է պայմանական ռեակցիայի առաջացման՝ նույնիսկ շրջապատ-գրգռիչի բացակայության դեպքում։*

*Շրջապատային և մոտիվացիոն գրգիռները մշակված սննդային գործիքային պայմանական ռեակցիա ունեցող կենդանիների մոտ կոնվերգենցիայի են ենթարկվում գլխուղեղի կեղևի զգայաշարժողական հատվածի նույն բջիջների վրա։ Չվարժեցված ճագարների համեմատությամբ վարժեցվածների մոտ նկատվում է այդ ներվաբջիջների ակտիվության զգալի փոփոխություն՝ շրջապատային գրգռիչի ապդեցության դեպքում։*

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Анохин П. К., Стреж Е. Ф.* Нижегородский мед. журн. 7—8, 53—77, 1932.
2. *Анохин П. К.* Сб. Проблемы высшей нервной деятельности, стр. 9, М., 1949.
3. *Анохин П. К.* Сб. Структура и функция нервной системы, стр. 60, М., 1972.
4. *Асратян Э. А.* 3-е совещание по физиологическим проблемам. стр. 31, М.—Л., 1938.
5. *Купалов П. С.* Бюлл. эксперим. биол. мед., 26, в. 3, 9, 238—240, 1948.
6. *Лаптев И. А.* 3-е совещание по физиологическим проблемам, стр. 34, М.—Л., 1938.
7. *Лилли Дж.* Сб. Механизмы целого мозга, стр. 232—249. М., 1963.
8. *Судаков К. В.* Биологические мотивации. М., 1971.
9. *Толкунов Б. В.* Сб. Современные проблемы нейрокибернетики, стр. 20—31, М., 1972.
10. *Узнадзе Д. Н.* Экспериментальные основы психологии установки. Тбилиси, 1961.
11. *Фадеев Ю. А.* ДАН СССР, 180, 1, 248, 1968.
12. *Шумилина А. И.* Журн. невропатол. псих. 56, 6, 500, 1956.
13. *Alexanyan Z. A., Skvatil V., Burès V.* Experim. Brain Res., 15, 1, 1972.
14. *Jacobs B. L., Harper R. M., McGinty D. J.* Physiol and Behav, 1139—1143, 5, 10, 1970.