

ОБ УЧАСТИИ ГИППОКАМПА И АМИГДАЛЫ
В УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОМ ПОВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫХИ. Н. КОВАЛЬ, Г. Т. САРКИСОВ, Г. М. КАЗАРЯН,
А. С. ПАПОЯН, К. Н. ГЕВОРКЯН

Сравниваются эффекты разрушения гиппокампа и миндалины в условиях одной и той же условно-рефлекторной пищевой методики. Показано, что разрушение миндалины преимущественно действует на сроки выработки условных рефлексов, а разрушение гиппокампа — на латентный период и правильный выбор стороны подкрепления. Делается вывод, что эти две структуры функционируют однонаправленно во время обучения, способствуя быстрой и полноценной выработке условных рефлексов, но их разрушение влияет в разной степени на различные характеристики последних.

Ключевые слова: условный рефлекс, скорость выработки рефлекса, правильный выбор стороны подкрепления, латентный период.

Нейрофизиологические исследования последних лет все больше утверждают нас во мнении, что интегративная деятельность лимбических структур возможна в результате синтеза сигналов, поступающих из гипоталамуса, о внутреннем мотивационном состоянии организма, информации об особенностях внешней среды, формирующейся как результат тонкого анализа в новой коре [9, 15]. Центральными образованиями лимбической системы являются гиппокамп и амигдала. Ввиду этого закономерен интерес исследователей к этим структурам. В литературе накопились многочисленные факты о деятельности указанных структур и высказано много интересных предположений об их роли в целостном приспособительном поведении животных [1—3, 10, 11, 13, 14, 17]. Показано, что обе структуры имеют определенное значение в таких важных функциях мозга, как обоняние, внутреннее торможение, гормональные механизмы, регуляция корковой активности, эпилептиформная активность.

Во многих работах последних лет показано участие этих образований в процессах обучения [1, 4, 6—8, 16], и можно проследить зависимость этих процессов от механизмов памяти, эмоциональных факторов, внимания, выраженности ориентировочно-исследовательских реакций. Интересно, что эти структуры лимбической системы имеют ряд общих свойств, обусловленных, очевидно, общностью филогенетического происхождения и морфологических связей [5]. Впрочем, необходимо с большой осторожностью делать выводы о функциональном сходстве названных структур, так как многочисленные данные об их деятельности

получены в разных методиках. Для того, чтобы иметь возможность четко ответить на вопрос о сходстве и специфичности функций гиппокампа и амигдалы, необходимо, очевидно, оценивать их деятельность по одинаковым тестам, в идентичных методических условиях. Такая попытка предпринята в настоящем исследовании с использованием методики пищевых двигательных условных рефлексов с выбором стороны подкрепления.

Материал и методика. Опыты проводились на взрослых кошках (32) обоего пола, массой 2—3 кг. Выработка рефлексов производилась в таких методических условиях, когда принятию решения и совершению условнорефлекторного двигательного акта предшествовал сложный аналитико-синтетический процесс мозговой деятельности [3].

Экспериментальная камера имела две кормушки, смонтированные в боковые стенки. Подкреплением служил кусочек мяса. На начальных этапах выработки рефлекса для получения пищевого подкрепления кошка должна была на показ мяса в окошке за прозрачной перегородкой, расположенной над кормушкой, нажать на педаль (инструментальный условный рефлекс на натуральный раздражитель). В дальнейшем, согласно методике, на один сигнал (стук метронома) кошка должна была нажать на левую педаль, а на другой (звонок)—на правую. Всего в течение опыта предъявлялось 10—15 сигналов. Оба источника звуковых сигналов располагались в одном месте вне камеры. Таким образом, условный раздражитель был не только сигналом пищи, но и обозначал сторону подкрепления, причем сигналы действовали в случайном порядке. Если кошка неверно выбрала сторону подкрепления, то нажим на педаль не приводил к срабатыванию кормушки и подаче пищи. Не подкреплялись также межсигнальные нажатия на педаль.

Основными показателями условнорефлекторного поведения животных были скорость выработки рефлекса на натуральный раздражитель, скорость упрочения рефлекса (номер пробы, начиная с которого животное четко различало звонок и метроном и в соответствии с этим правильно выбирало сторону подкрепления), латентный период условнорефлекторной реакции, количество правильных победок.

Животные были разделены на три группы. В первую группу входили кошки, обучавшиеся по указанной методике, у которых на фоне выработанного рефлекса производилось электролитическое повреждение гиппокампа или амигдалы. В зависимости от повреждаемой структуры выделялись две подгруппы: кошки с разрушенной амигдалой (подгруппа А—6 кошек) и поврежденным гиппокампом (подгруппа Б—10 кошек). У этой группы животных проводилось сравнение основных показателей условных рефлексов до и после операций. Во вторую группу входили животные, которым сперва производили билатеральное повреждение амигдалы (подгруппа А—4 кошки) или гиппокампа (подгруппа Б—6 кошек), а затем приступали к выработке условных рефлексов. У этой группы животных показатели условных рефлексов сравнивались с показателями животных первой группы до операции и третьей группы (4 кошки), в которую входили ложнооперированные кошки. Ложная операция не вызывала каких-либо нарушений в условнорефлекторном поведении животных. Разрушение амигдалы и гиппокампа производилось по стереотаксическим координатам атласа мозга кошки [12]. По завершении экспериментов животные забивались и производилось гистологическое исследование мозга для определения локализации и величины повреждения. Полученные результаты обрабатывались статистически с применением критерия Стьюдента.

Результаты и обсуждение. Как показали эксперименты, разрушение амигдалы и гиппокампа заметно влияет на выработку пищевого условного рефлекса. Причем на натуральный условный раздражитель как оперированные, так и intactные кошки реагировали примерно одинаково.

наково. У интактных животных условный рефлекс вырабатывался на 20—25 пробе, у амигдало- и гиппокампотомированных—на 25—30 пробе (табл.). Различия между интактными и оперированными кошками заметны на следующем этапе выработки рефлекса—при сочетании натурального раздражителя с искусственным. Так, у амигдалотомированных животных первые реакции на звуковой раздражитель появляются на 115—120 сочетании, а у гиппокампотомированных—на 40—50, интактные же животные начинают реагировать на условный сигнал на 25—30 сочетании (табл.). Следовательно, разрушение гиппокампа за-

Таблица

Динамика выработки условных рефлексов у интактных и оперированных животных (группа II)

Группа животных	Скорость выработки рефлексов на натуральный раздражитель (№ пробы)		Скорость выработки рефлекса на искусственный раздражитель (№ пробы)		Правильный выбор стороны подкрепления, %	Увеличение латентных периодов по сравнению с контролем
	появление	закрепление	появление	закрепление		
Интактные	7—10	20—25	25—30	800—900	90—100	—
Амигдалотомированные	16—17	115—120	40—50	—	63—68	в 1,5 раза
Гиппокампотомированные	10—12	40—50	120—150	—	65—70	в 2—2,5 раза

медляет появление условного двигательного рефлекса незначительно, а повреждение амигдалы—примерно в 3 раза. Дальнейшая тренировка интактных животных приводит к постепенному уменьшению числа ошибок, и примерно через 70—80 опытов после начала выработки искусственных условных рефлексов у них устанавливается 90—100%-ный уровень правильного выбора стороны подкрепления, т. е. для того, чтобы животное с неповрежденным мозгом правильно оценивало звуковые сигналы, требуется примерно 400—450 предъявлений звонка и метронома (всего 800—900 проб). Оперированные животные демонстрируют иное поведение. Так, у кошек с поврежденным гиппокампом после 720—740 пробы устанавливается определенный правильный уровень правильных побегов—48—60%; после повреждения же амигдалы этот уровень выше—65—70% (табл., рис.).

У животных, которым производили мозговую операцию на фоне выработанного рефлекса, снижался процент правильного выбора стороны подкрепления (у амигдалотомированных он составлял 75—80%, а у гиппокампотомированных—70—75%) и заметно возрастал латентный период условнорефлекторной реакции (в I и II группах латентный период возрастал в 1,6 раза).

Таким образом, сравнение влияния повреждения гиппокампа и амигдалы на одну и ту же форму поведения показало, что обе структуры име-

ют важное значение в выработке и реализации последнего. Но проявление нарушений в условнорефлекторном поведении по тестируемым нами показателям у животных с поврежденным гиппокампом и минда-

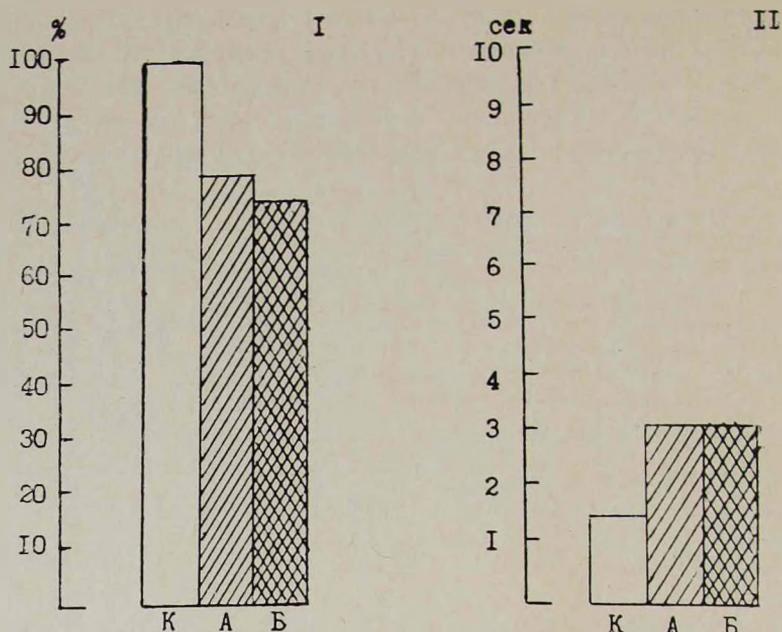


Рис. Влияние повреждения амигдалы (А) и гиппокампа (Б) на выработанные условные двигательные пищевые рефлексы с выбором стороны подкрепления. I—правильный выбор стороны подкрепления, II—латентный период условных реакций, К—дооперационные показатели.

линой неодинаковые. На одни показатели больше влияет повреждение миндалины, а на другие—повреждение гиппокампа. Так, повреждение амигдалы (группа II А) больше сказывается на сроках появления условного рефлекса на искусственные раздражители—120-я проба, тогда как при повреждении гиппокампа (группа II Б)—50-я проба, но при оценке латентного периода и правильного выбора стороны подкрепления более выражен эффект повреждения гиппокампа: латентный период при повреждении амигдалы возрастает в 1,5 раза, а гиппокампа—в 2—2,5 раза; правильный выбор стороны подкрепления у животных с предварительным повреждением амигдалы и последующим обучением—70% (группа I А), а у гиппокампотомированных (группа I Б) остается на случайном уровне—54%.

Таким образом, если оценивать роль гиппокампа и амигдалы в качественном аспекте, то можно заключить, что обе структуры функционируют однонаправленно и необходимы для полноценного и быстрого обучения. Но при количественной оценке показателей обучения видно, что повреждение их неодинаково влияет на последнее. Следовательно,

необходимо искать пути выявления специфичности функционирования этих структур, активность которых необходима для формирования и осуществления сложных форм адаптивного поведения.

Институт зоологии АН АрмССР

Поступило 29.X 1979 г.

ՀԻՊՈԿԱՄՊԻ ԵՎ ՆՇԱԶԵՎ ԿՈՐԻՋԻ ՄԱՍՆԱԿՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԿԵՆԴԱՆԻՆԵՐԻ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵԿՏՈՐ ՎԱՐՔԱԳԾՈՒՄ

Ի. Ն. ԿՈՎԱԼ, Գ. Թ. ՍԱՐԿԻՍՈՎ, Գ. Մ. ԴԱԶԱՐՅԱՆ, Ա. Ս. ՊԱՊՈՅԱՆ
Կ. Ն. ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ

Փորձ է կատարվում համեմատել հիպոկամպի և նշաձև մարմնի քայքայման ազդեցությունը երկկողմանի ընտրության պայմաններում: Պարզվում է, որ նշաձև մարմնի վնասումը ավելի շատ է ազդում պայմանական ռեֆլեքսի մշակման ժամկետի վրա, իսկ հիպոկամպի վնասումը՝ գաղտնի շրջանի և ճիշտ ընտրության վրա: Հետևաբար կարելի է եզրակացնել, որ այս երկու կառուցվածքները ուսուցման ընթացքում գործում են մի ուղղությամբ, մինչդեռ նրանց վնասումը տարբեր ձևով է ազդում նույն պայմանական ռեֆլեքսի ընթացքի վրա:

ON AMYGDALOID AND HIPPOCAMPAL PARTICIPATION
IN THE CONDITIONED BEHAVIOR OF ANIMALS

I. N. KOVAL, G. T. SARKISOV, G. M. KAZARIAN, A. S. PAPOJAN,
K. N. GEVORGIAN

Hippocampal and amygdaloid lesion effects have been compared. It has been shown that amygdaloid lesion more influences the time of elaborating of the artificial conditioned reflexes, while the lesion of the hippocampus more effectes the latency and correct selection of reinforcement side. A conclusion has been made that both structures are acting in the same direction during learning process but lesion each of them influences in different degree on identical characteristics of reflexes.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Воронин Л. Г., Кудряшов И. Е., Иоффе С. В. ДАН СССР, 217, 6, 1453—1456, 1977.
2. Виноградова О. С. Гиппокамп и память. М., 1975.
3. Гамбарян Л. С., Коваль И. Н. Гиппокамп. Ереван, 1973.
4. Данилова Л. К. Журн. высш. нервн. деят., 23, 3, 552—559, 1973.
5. Карамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л., 1970.
6. Крушинский Л. В. Проблемы кибернетики. 2, 228—282, 1959.
7. Лагутина Н. И., Рожанский Н. А., Урманчева Т. Г. Физиол. ж. СССР, 42, 7, 533—540, 1956.
8. Меринг Т. А., Мухин В. И., Пигарева М. Л. Журн. высш. нервн. деят., 22, 5, 917—923, 1972.
9. Пигарева М. Л. Лимбические механизмы переключения (гиппокамп и миндалина). М., 1978.

10. *Grastyan E.* Brain mechanisms and learning. Paris, 1961.
11. *Isaacson R.* The Limbic System. New York — London, 1976.
12. *Jasper H., Ajmone-Marsan C.* A stereotaxic atlas of Diencephalon of the Cat. Ottawa. Nat. res. council of Canada, 1954.
13. *Kaada B. R.* In: The Neurobiology of the Amygdala. Ed. by B. E. Eleftheriou, Plenum Press, New York—London, 1971, 205—281.
14. *Koikegami H.* Amygdala and the other related limbic structures; experimental studies on the anatomy and function. Acta Medica Biol. (Niigata), 1963, 10, 161—277.
15. *MacLean P. D.* The Hippocampus, v. 2, New York—London, 1976.
16. *Mering T., Mukin E.* Physiol. and Behav., 10, 2, 185—191, 1973.
17. *Richardson J.* The amygdala: historical and functional analysis. Acta neurobiol exp., 33, 3, 623—648, 1973.