ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

XXXIV, 5, 451—456, 1981

УДК 612.826+612.822.3

ГИППОКАМП И МЕХАНИЗМЫ ВНУТРЕННЕГО ТОРМОЖЕНИЯ

И. Н. КОВАЛЬ, Г. Т. САРКИСОВ, Л. Г. КАЗАРЯН

Участие гиппокампа в высших интегративных процессах обусловлено его компаративной и сканирующей функциями. Указанные функции гиппокампа возможны только при сохранности процессов внутреннего торможения. Обсуждается роль гиппокампа в этих процессах.

Ключевые слова: гиппокамп, условный рефлекс, внутреннее торможение.

Установлено, что при повреждении гиппокампа имеются нарушения в начальной стадии формирования условнорефлекторного двигательного акта, в стадии афферентного синтеза в силу неполноценности компаративной функции этой структуры [2, 4]. Последняя обусловлена несоответствием сигнального значения пускового раздражителя с информацией, извлекаемой из аппарата памяти. Дальнейшие исследования позволили предположить, что гиппокамп способен сужать область сканирования, т. е. область поиска в памяти информации, адекватной для конкретной текущей среды [5]. Не отрицая других точек зрения на функции гиппокампа, имеющихся в литературе, мы предполагаем, что нарушение синтеза центральных нервных процессов при повреждении гиппокампа или свода обусловлено также выпадением его компаративной и сканирующей функций. Развивая далее мысль об этих функциях гиппокампа, логично было бы предположить, что осуществление их возможно только при отсутствии любых активностей, способных воспрепятствовать их проявлению, т. е. при подавлении всякой информации из прошлого опыта кроме той, которая соответствует сигнальному значению действующего условного сигнала. Иными словами, компаративную и сканирующую функции гиппокампа невозможно представить в отрыве от процессов внутреннего торможения. Причем последнее нужно рассматривать как механизм, позволяющий сформироваться и проявиться указанным функциям гиппокампа.

В литературе немало фактов, указывающих на участие гиппокампа в процессах внутреннего торможения [3,6—12, 14, 15]. Некоторые исследователи считают, что тормозная функция является основной для гиппокампа [12]. Нами предпринята попытка проследить за участием гиппокампа в механизмах внутреннего торможения по данным, полученным в различных методических условиях с пищевым подкреплением.

Материал и методика. Опыты проводились на кошках обоих полов массой 1800—2000 г. По одной из методик (7 кошек) выработка рефлекса производилась в камере с двумя кормушками, расположенными у левой и правой стенок экспериментальной камеры и снабженными педалями. Вначале животные обучались для получения пищевого подкрепления (кусочек мяса) нажимать на педаль при показе мяса в окошке над ней. В дальнейшем, после закрепления у кошки локальной двигательной реакции (нажим лапой или мордой на педаль), устанавливался такой режим, когда эта реакция подкреплялась только в том случае, если сопровождала определенный звуковой сигнал. Иными словами, у подопытных животных вырабатывался условный рефлекс на различение звуковых сигналов (тон 200 гц для левой кормушки и тон 2000 гц—для правой). Сигналы предъявлялись по 6 раз (всего 12 проб) в каждом опыте в случайной последовательности и с нестандартными интервалами. Подробности выработки рефлекса описаны в ранних работах [4].

Вторая серия опытов (8 кошек) проводилась в камере с одной кормушкой. Кошки обучались на тон 500 гц нажимать на педаль для получения пищи. Сигналы действовали с различными интервалами в среднем через каждые 10—18 сек.

Разрушение гиппокампа или свода производилось электролитически по координатам атласа Джаспера и Айжемон-Марсана [13]. После опытов животные забивались и производился морфологический контроль мозга (рис. 1).

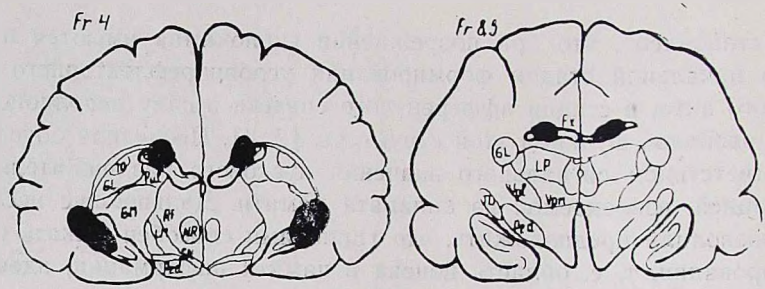

Рис. 1. Срезы мозгов кошек № 4 и № 9 с повреждением гиппокампа (слева) и свода (справа).

Результаты и обсуждение. В процессе выработки рефлекса в камере с двумя кормушками интактные кошки проходят три стадии. После того, как у животных выработался рефлекс на вид мяса, сочетание искусственного условного раздражителя с показом мяса не выявляет у них никакого различения звуковых сигналов. Независимо от физических параметров действующих раздражителей оба они воспринимаются только как сигналы о пище. На этой стадии выработки рефлекса все сигналы выявляют лишь определенную латерализацию в поведении—на действие любого тона кошки преимущественно бегают к какой-то одной кормушке (рис. 2, А). Необходимость корректировать ошибку (иначе животное не получит пищевого подкрепления) приводит к тому, что кошка вынуждена бежать к противоположной, подкрепляемой на данный сигнал кормушке. Такая методическая особенность при тренировке животных преследует цель «обратить внимание» на различие действующих сигналов. В дальнейшем на второй стадии выработки рефлекса на искусственный условный раздражитель выявляется новая закономерность Животное совершает ошибочные побежки к обеим кормушкам—и к левой, и к правой. При этом количество

ошибок может не уменьшиться (рис. 2, А), но тем не менее это более высокий уровень обучения, так как условные раздражители воспринимаются животными не просто как сигнал о нажатии на педаль, но они проявляют уже элементы различения в каждом из раздражителей информации о стороне подкрепления. Просто на начальных этапах второй стадии животное «путает» эту информацию чаще, а с увеличением числа проб—реже. И наконец, на последней стадии оба звуковых сигнала вызывают соответствующую им условно-двигательную реакцию, т. е. устанавливается определенный постоянный уровень различения двух комплексов возбуждений, подкрепляемых по отдельности (рис. 2, А).

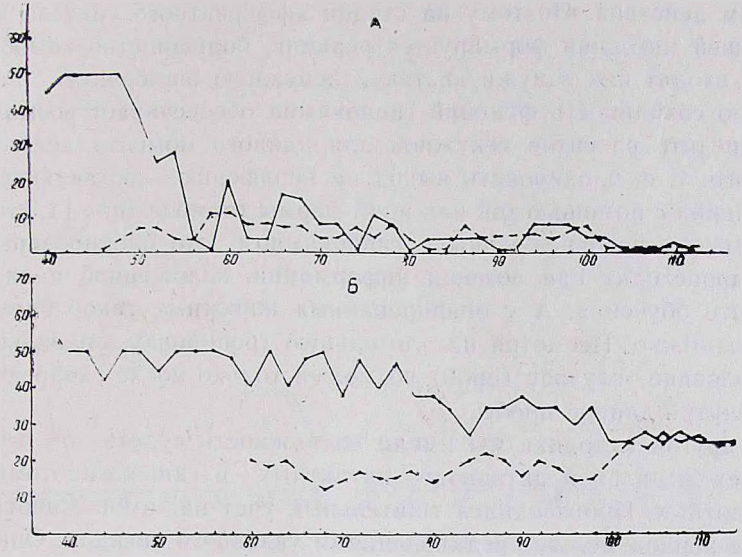

Рис. 2. Динамика выработки рефлекса с выбором стороны подкрепления интактными (А) и оперированными (Б) кошками. По оси абсцисс отложены опытные дни, по оси ординат—ошибочные побежки подопытных животных, в процентах. Сплошной линией обозначены ошибочные побежки к левой кормушке (тон 200 гц), прерывистой—к правой (тон 2000 гц).

Указанные стадии в обучении характерны для оперированных животных тоже, однако наблюдались определенные различия в поведении этих групп животных. Так, для интактных кошек первая стадия насчитывает около 160 проб (10—12 опытных дней), тогда как оперированные кошки на протяжении 20—25 опытов (примерно 300 проб) демонстрируют предпочтение какой-то одной кормушке независимо от действующего сигнала (рис. 2, Б). На второй стадии как интактные, так и оперированные животные находятся примерно одинаковое время (40—50 опытов), но общий процент ошибок у оперированных кошек гораздо выше (в среднем 65, рис. 2, Б), чем у интактных (в среднем 15, рис. 2, А). И, наконец, если у интактных животных на III стадии обучения правильный выбор стороны подкрепления достигает 90—100%, то у оперированных остается на случайном уровне—40—50% (рис. 2).

Наблюдая за динамикой выработки условных рефлексов у оперированных и интактных животных, можно заключить, что частичное или полное (при повреждении свода) выключение гиппокампальных влияний является серьезным фактором, препятствующим своевременному подавлению ненужного в данной ситуации и, следовательно, ошибочного поведения. Иными словами, оперированное животное не способно сформировать «срочный нервный акт, направленный на срочную же задержку определенного момента в текущей реакции» [1, стр. 389]. Таким «моментом» у наших подопытных животных является неправильный выбор направления побежки.

Пусковой сигнал в условиях методики с выбором стороны подкрепления вызывает у животных формирование очень сходных между собой программ действия. Поэтому на стадии афферентного синтеза в условиях нашей методики формируется реакция, большинство компонентов которой входят как в нужную, так и ненужную ошибочную реакцию. И именно сохранность функций гиппокампа обеспечивает возможность «предупредить развитие ненужной для данного момента деятельности животного, т. е. блокировать выход на периферию составляющих ее возбуждений с помощью той или иной формы торможения» [1, стр. 389]. У животных с неповрежденным гиппокампом это блокирование, очевидно, происходит при помощи информации, заложенной в памяти в результате обучения. А у оперированных животных такое блокирование невозможно. Несмотря на длительную тренировку, правильный ответ в половине случаев (проб) возможен только после коррекции реакции внутри данной пробы.

По другой методике мы имели возможность судить об особенностях межсигнальной активности интактных и гиппокампотомированных животных. Производился тщательный учет нажимов животным на педаль в период между предъявлениями условного сигнала. Опыты показали, что высокая межсигнальная активность у неоперированных животных имеет тенденцию уменьшаться в процессе тренировок [рис. 3, А, 4]. Так, если в первых опытах на один межсигнальный период

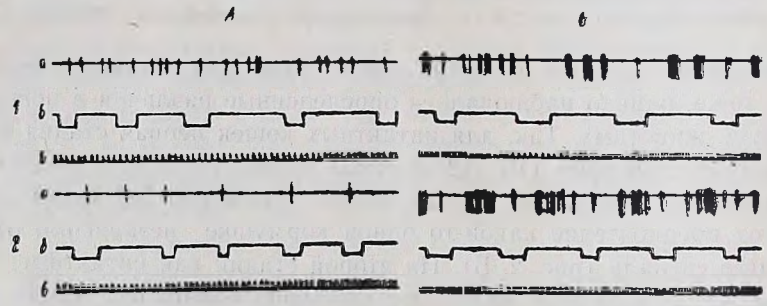

Рис. 3. Кимографическая регистрация опытов с интактной (А) и оперированной (Б) кошками в камере с одной кормушкой. 1. Условнорефлекторное поведение кошек в начале обучения (15-й день). 2. Условнорефлекторное обучение кошек после длительной тренировки (85-й опытный день). а—регистрация нажимов на педаль, б—регистрация действия условного раздражителя, в—отметка времени в сек.

приходилось примерно 3—4 нажима на педаль, то к 50-му опыту этот показатель снизился до 1, а к 60-му составил 1—0 (рис. 3, 4). Форникотомированные животные вели себя иначе: межсигнальная активность в начале обучения была выше, чем у интактных, и составляла 8 нажимов на педаль и, несмотря на долгую тренировку, оставалась на таком же уровне (рис. 3, Б, 4). Можно предположить, что у интактных животных на начальных стадиях обучения наличие некоторых основных компонентов афферентного синтеза (особенно обстановочной афферентации) делают надпороговой специфическую реакцию нажатия на педаль, и даже отсутствие такого важного фактора, как пусковой раздражитель, не препятствует проявлению этой реакции. В процессе обу-

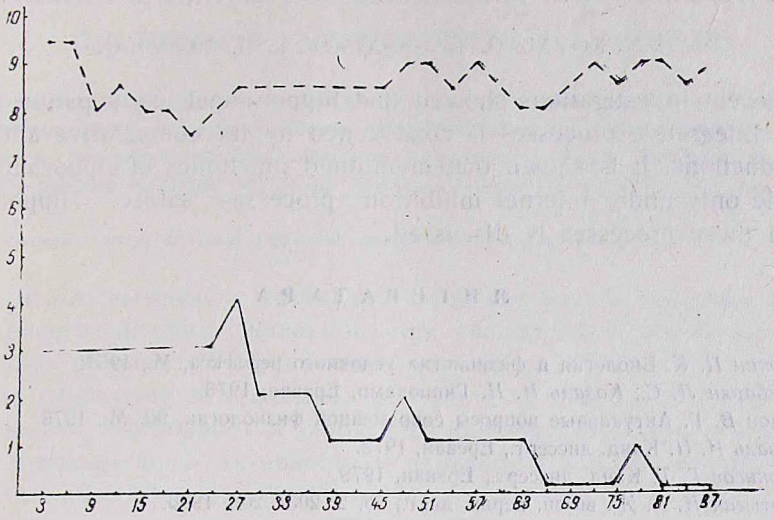

Рис. 4. Динамика изменения межсигнальной активности у интактных (сплошная линия) и оперированных (прерывистая линия) кошек.

чения становится возможным полноценный афферентный синтез, представляющий собой совокупность обстановочных и пусковых раздражителей. Анохин подчеркивал, что на основе универсальных механизмов памяти «мобилизуются именно те фрагменты прошлого опыта, которые способны обогатить настоящий поведенческий акт и сделать его максимально точным» [1]. В межсигнальный период «максимально точным» поведением является такое, которое исключает действия, не сопровождающиеся пищевым подкреплением. У интактных животных возможно такое поведение в процессе обучения по мере накопления информации в аппаратах памяти. У оперированных же кошек высокий уровень межсигнальной активности обусловлен тем, что используется избыточная информация из прошлого опыта.

Институт зоологии АН Армянской ССР,
лаборатория физиологии поведения животных

Поступило 11.I 1980 г.

ՀԻՊՈԿԱՄՊԸ ԵՎ ՆԵՐՔԻՆ ԱՐԳԵԼԱԿՄԱՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄՆԵՐԸ

Ի. Ն. ԿՈՎԱԼ, Գ. Տ. ՍԱՐԿԻՍՈՎ, Լ. Գ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ

Վերջին տարիների հետազոտությունները ցույց են տվել, որ հիպոկամպը մասնակցում է ուղեղի բարձրագույն ինտեգրատիվ գործունեությանը։

Ներկա հոդվածում ապացուցվում է, որ հիպոկամպի վերոհիշյալ հատկությունը հնարավոր է միայն ներքին արգելակման երևույթի պահպանման դեպքում։ Քննվում է հիպոկամպի մասնակցությունը նշված պրոցեսներում։

HIPPOCAMPUS AND MECHANISMS OF INTERNAL INHIBITION

I. N. KOVAL, G. T. SAPKISOV, L. G. KAZAPIAN

Recent investigations showed that hippocampal participation in the higher integrative processes is conditioned by its comparative and scanning functions. It is shown that mentioned functiones of hippocampus are possible only under internal inhibition processes safety. Hippocampus role in these processes is discussed.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Анохин П. К.* Биология и физиология условного рефлекса, М., 1968.
2. *Гамбарян Л. С., Коваль И. Н.* Гиппокамп, Ереван, 1973.
3. *Зилов В. Г.* Актуальные вопросы современной физиологии, 96, М., 1976.
4. *Коваль И. Н.* Канд. диссерт., Ереван, 1972.
5. *Саркисов Г. Т.* Канд. диссерт., Ереван, 1979.
6. *Тартыгин Н. А.* Ж. высш. нервн. деят., *26*, 2, 203—208, 1966.
7. *Унгиадзе А. А.* Канд. диссерт., Тбилиси, 1970.
8. *Хананашвили М. М.* Механизмы модуляции памяти, 64, Л., 1976.
9. *Benett T.* The EEG Journ., *28*, 1. 17—23, 1970.
10. *Casard P., Buser P.* Tho EEG Journ., *15*, 3, 353, 1963.
11. *Endrocsi E., Korahyi L.* Acta Physiol. Akad. sci. Hung., *28*, 4, 327, 1959.
12. *Isaacson R.* The Limbic system, N—Y, L, 1976.
13. *Jasper, Ajmon-Marsan.* Nat. Res. council of Canada, 1954.
14. *John D., Green J.* Handbook of Physiol., I, 1373, 1960.
15. *Karmos G., Grastyan E.* Acta Physiol. Acad. sci. Hung., *21*, 215, 1968.