

## РОЛЬ МОЗЖЕЧКА В УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ

А. А. ГАРИБЯН, И. Р. МАДАТОВА, Л. Г. КАЗАРЯН,  
 Т. П. ВАЛЮХ, М. Л. ГАМБАРЯН

Изучались последствия частичного и полного повреждения мозжечка или его зубчатого ядра на адаптивное поведение собак и белых крыс. Показано, что мозжечок оказывает модулирующее действие на условнорефлекторную деятельность. Это выражается как в замедлении скорости образования условных рефлексов, так и в увеличении их латентного периода. Данные исследования истолковываются как результат дефицита адаптационно-трофического влияния мозжечка на кору.

*Ключевые слова:* мозжечок, поведение, адаптационно-трофическая функция.

В электрофизиологических исследованиях Карамяна [3, 4] было установлено, что на определенном этапе эволюционного развития животных (костистые и поперечнополосатые рыбы) мозжечок является ведущим органом замыкания временной связи, аппаратом моторной и трофической регуляции. Однако по мере развития коры головного мозга ведущие функции центральной нервной системы, обеспечивающие высшую интегративную деятельность, переходят к ней. Более того, она подчиняет себе нижележащие отделы центральной нервной системы. Но, как вытекает из эволюционного учения Орбели [7], нижележащие отделы не утрачивают своих первоначальных функций, а преобразуют их, становясь пособниками коры в ее высшей интегративной деятельности. В связи с этим представляет интерес выяснить, как влияет разрушение мозжечка или его частей на условнорефлекторную деятельность высших позвоночных.

Первые исследования, проведенные в этом направлении еще в 1929 году Поповым [8], показали, что полное удаление мозжечка у собак препятствует образованию условных электрооборонительных рефлексов в виде сгибания конечности. Он пришел к заключению, что мозжечок является промежуточным органом, который служит исключительно передатчиком возбуждений и никакой самостоятельной роли не играет в высшей нервной деятельности. Лившиц [6], изучавшая пищевые условные рефлексы у животных с экстирпацией мозжечка, пришла к заключению, что малый мозг оказывает адаптационно-трофическое влияние на нейродинамические процессы головного мозга. Красусским [5] было также показано, что мозжечок играет важную роль в регуляции возбуждений и торможений в коре головного мозга. Гамбаряном [2] было

установлено, что тотальная экстирпация мозжечка у собак не препятствует образованию у них типичных электрооборонительных условных рефлексов. Некоторые нарушения наблюдались лишь при формировании условных тонических двигательных рефлексов, что обуславливалось нарушением моторики. Однако, когда принимались соответствующие меры (животные подвешивались в гамаке), удавалось у них выработать даже тонические условные двигательные рефлексы избегания.

Учитывая некоторую противоречивость данных, приведенных выше, а также важность выяснения удельного значения мозжечка в интегративной деятельности мозга, мы предприняли исследования, в которых у собак и крыс производилась оценка роли мозжечка в целостной деятельности мозга.

*Опыты на собаках.* Опыты проводились на 10-ти собаках в возрасте 2—2,5 лет. Две собаки составляли контрольную группу, а у остальных 8-ми животных за 1,5 года до экспериментов производилось оперативное удаление мозжечка. Выработка условных пищевых двигательных рефлексов осуществлялась по следующей методике: собака помещалась на платформу ожидания (рис. 1, ПО), включался один из двух условных сигналов, расположенных над левой и правой кормушками (рис. 1, УР). На один из сигналов (тон 900 гц) собака обучалась бежать к правой кормушке, находящейся в 4-х метрах от платформы ожидания, на другой (тон 400 гц)—к левой (рис. 1, К<sub>л</sub>). Учитывались скорость образования рефлексов, процент правильных реакций выбора стороны подкрепления, латентный период пищевой реакции. По завершении опытов собаки забивались и мозг каждого животного подвергался морфологическому анализу для определения степени поражения мозжечка. При морфологической верификации обнаружено, что у большинства животных мозжечок оперативно был удален полностью, а у некоторых оставались неповрежденными небольшие участки его полушарий с обеих сторон. Данные обрабатывались статистически.

Опыты, проведенные по пищевой двигательной методике, показали, что процесс выработки пищевых двигательных условных рефлексов в виде побежки к одной кормушке (обычно правой) как у безмозжечковых, так и у контрольных собак происходил после 10—15-ти сочетаний. Однако у контрольных собак условный рефлекс закреплялся после 15-ти, а у оперированных после 25—30-ти сочетаний. При переходе к работе с выбором стороны подкрепления, когда на один тон собака должна была бежать к правой кормушке, а на второй—к левой, интактные животные начинали сразу правильно ориентироваться на звуковой сигнал, расположенный над кормушкой, тогда как у безмозжечковых собак пространственная дифференциация сигналов происходила вдвое медленнее. Вместо того, чтобы бежать к левой кормушке, над которой находился действующий сигнал, они бежали к правой, то есть у них отсутствовала пространственная ориентация, проявлялась автоматизированность реакции. После 5—7-ми насильственных отведений к левой кормушке при действии тона 400 гц они начинали дифференцировать пространственное расположение звуковых сигналов и правильно выбирать стороны подкрепления. Четкая дифференциация пространственного расположения звуковых сигналов и кормушек у безмозжечковых животных происходила вдвое медленнее, чем у контрольных. Так, если интакт-

ные собаки уже на 4—5-й день опытов хорошо дифференцировали условные сигналы и сторону подкрепления, то безмозжечковые животные это делали на 8—10-й день. В среднем условные сигналы (тон 900 и 400 гц) применялись у контрольных собак 5 и 15 раз, а у оперированных животных 60 и 40 раз соответственно. Таким образом, в опытах с выбором стороны подкрепления у безмозжечковых собак выявилась определенная инертность возбудительного процесса.

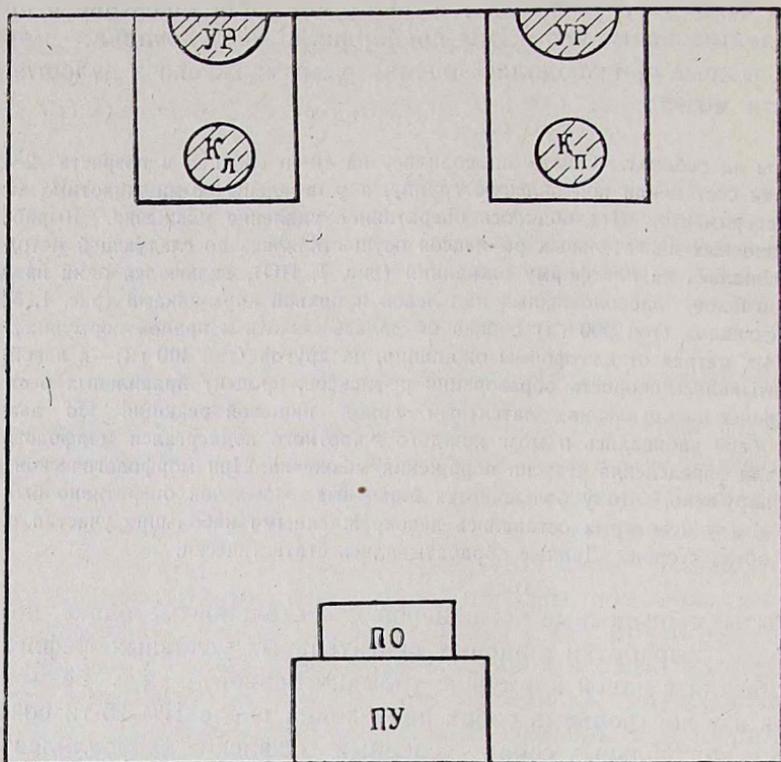


Рис. 1. Обстановка опыта, в которой изучались условные рефлексы по двигательной пищевой методике в свободном движении животного. ПО—платформа ожидания; ПУ—пульт управления; Кп и Кл—кормушки (правая и левая), УР—условный раздражитель.

*Опыты на крысах.* Опыты проводились на половозрелых беспородных белых крысах в Т-образном лабиринте. Животные обучались, преодолевая подвижную шторку, в одном колене Т-образного лабиринта, получать пищу, в другом—нет. На одной из подвижных шторок имелась геометрическая фигура в виде круга, на другой—креста. При преодолении шторки с кругом крыса получала подкрепление, если же она преодолевала шторку с изображением креста, пищи не получала. Опыты проводились таким образом, что шторка с кругом подвешивалась то в правом, то в левом колене Т-образного лабиринта. Это делалось с целью заставить животное ориентироваться в лабиринте по оптическому сигналу (кругу) для выбора стороны подкрепления, а не по месту дачи пищи. У всех животных, обученных лабиринтному навыку, производилось или механическое разрушение области червя, или стереотаксическое разрушение зубчатого ядра по координатам атласа мозга крысы [12] с обеих сторон. По завершении опытов степень повреждения верифицировалась морфологически.

У подавляющего большинства животных условный рефлекс с правильным выбором оптического раздражителя осуществлялся после 110—115-ти проб. Интактные животные после такого количества проб в 100% случаев правильно выбирали шторку с кругом и, преодолев ее, получали пищу (творожный шарик). Когда же производилось повреждение червя или зубчатого ядра, крысы утрачивали приобретенный навык и лишь после 30—45-ти проб начинали вновь правильно ориентироваться в Т-образном лабиринте, то есть выбирали шторку с изображением круга. До этого животные в 10—30% случаев ошибочно выбирали оптический сигнал, а следовательно, и сторону, где должны были получить пищу. Морфологически установлено, что у всех этих животных билатерально были разрушены области расположения зубчатых ядер.

Во второй серии опытов крысы обучались передвигаться по многоходовому лабиринту и получать питьевое подкрепление. Опыты проводились в 6-ходовом лабиринте, в конце 6-го колена которого помещалось подкрепление—вода. Учитывалось время побежки животного до места подкрепления и количество проб, необходимых для достижения 100%-ной правильной побежки. У одной группы животных (10 крыс) сначала вырабатывался лабиринтный навык, а затем производилось стереотаксическое разрушение зубчатых ядер с обеих сторон, а у другой (10 крыс)—сначала разрушались зубчатые ядра, а потом вырабатывался лабиринтный навык. Опыты с последней группой проводились по прохождению послеоперационных явлений.

Эксперименты показали, что после 8—9-ти проб интактные животные правильно выбирали сторону подкрепления, пробегая до места подкрепления за 12—13 сек (рис. 2). Когда же у этих животных производилось двустороннее разрушение зубчатых ядер, то требовалось около 37—38-ми проб для восстановления правильной реакции побежки к месту питьевого подкрепления. Теперь уже время побежки животных по лабиринту удлинялось и достигало 100—103 сек (рис. 2), что обуславливалось моторными нарушениями и, кроме того, хаотичностью поведения животных (часто они совершали побежки вперед и назад и снова вперед).

У второй группы животных, у которых предварительно билатерально разрушались зубчатые ядра, поведение определялось степенью повреждения мозжечковой ткани. У 3-х крыс, у которых билатерально были повреждены зубчатые ядра и прилегающие к ним участки мозжечковой ткани, достигнуть критерия не удавалось даже при многократном повторении проб. У остальных животных, у которых локально были повреждены зубчатые ядра, вырабатывался лабиринтный навык, но в 4—5 раз медленнее, чем у интактных. Латентные периоды реакций у этих животных оказывались в 7 раз длиннее, чем у интактных. Это, вероятно, также обуславливалось моторными нарушениями. Более того, крысы совершали лишние движения, ходили по коридорам лабиринта взад и вперед, что также служило причиной удлинения латентного периода. При неполном повреждении зубчатых ядер эти нарушения быстро проходили, и животные достигали подкрепления с такой же скоростью, как и интактные.

Как известно, мозжечок является передаточной станцией для части

зрительных, слуховых и вестибулярных восходящих путей [1]. Поэтому можно было допустить, что обнаруженные нами нарушения в условнорефлекторной деятельности при повреждении мозжечка обусловлены дефицитом слуховой и зрительной информации. Однако можно предположить также, что дефекты в деятельности коры больших полушарий головного мозга обусловлены тем, что последняя не получает от мозжечка в достаточной степени адаптационно-трофических влияний по систе-

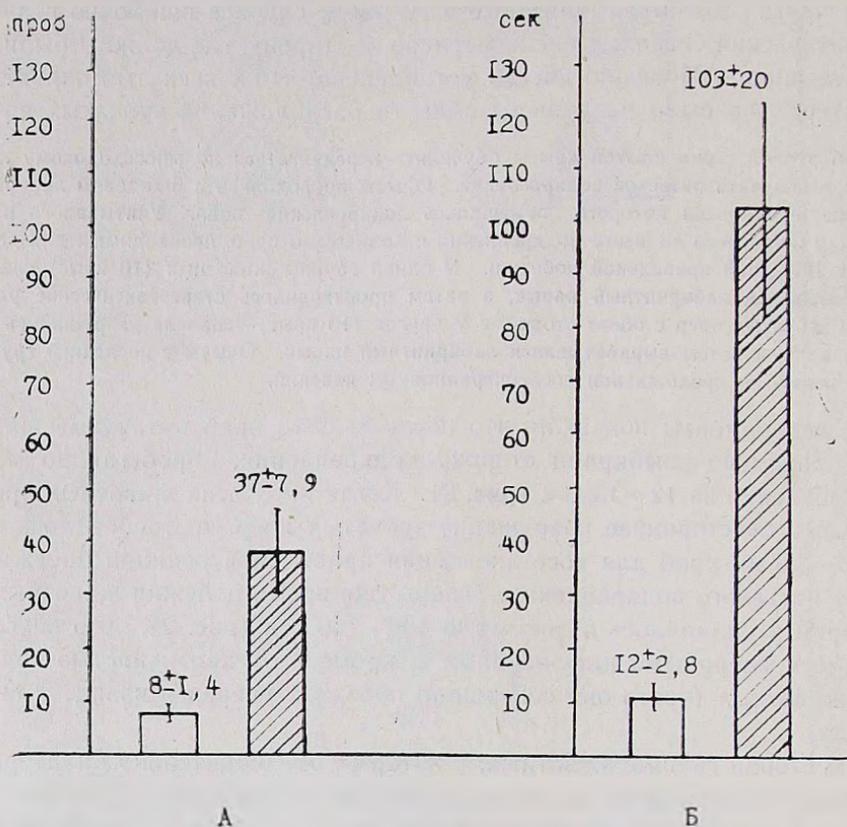


Рис. 2. А—Среднее количество проб для выработки лабиринтного навыка до (белые столбики) и после (заштрихованные столбики) операции. Б—Скорость пробегания животного по лабиринту до и после операции.

ме связей «мозжечок—ретикулярная формация—кора головного мозга» [11]. Тот факт, что в наших экспериментах разрушение мозжечка не препятствует формированию условных рефлексов, а наблюдается лишь нарушение ее регулирования, свидетельствует, выражаясь терминологией Суворова [10], о том, что мозжечок оказывает на условнорефлекторную деятельность не формирующее, а модулирующее влияние. Последнее выражается в замедлении скорости образования условных рефлексов, увеличении латентного периода. Иными словами, мы встречаемся с явлением, которое можно квалифицировать как де-

ՈՒՂԵՂԻԿԻ ԴԵՐԸ ԿԵՆԴՐԱՆԻՆԵՐԻ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵԿՏՈՐ  
ԳՈՐԾՈՒՆԵՆՈՒԹՅԱՆ ՄԵՋ

Ա. Ա. ԳԱՐԻԲՅԱՆ, Ի. Ռ. ՄԱԴԱՏՈՎԱ, Լ. Գ. ԿԱԶԱՐՅԱՆ, Տ. Պ. ՎԱԼՈՒԽ,  
Մ. Լ. ԳԱՄԲԱՐՅԱՆ

Ուսումնասիրվել են պայմանական ռեֆլեքսները ուղեղիկի և առամնա-վոր կորիզի վնասման դեպքում: Փորձերը դրվել են շների և առնետների վրա: Փորձերի արդյունքները ցույց են տվել, որ վերոհիշյալ ստրուկտուրաների վնասման դեպքում պայմանական ռեֆլեքսները օգտագործվող մեթոդական պայմաններում չեն անհետանում: Փոփոխություններ դիտվում են նոր ձևավորվող ռեֆլեքսների մեջ՝ փոփոխվում են մշակման ժամկետը, գաղտնի շրջանը և կայունությունը:

Այս ավյալները դիտվում են որպես ուղեղիկի՝ մեծ կիսագնդերի կեղևի վրա ունեցած հարմարվողական-տրոֆիկ ֆունկցիայի խանգարման արդյունք:

THE ROLE OF CEREBELLI IN CONDITIONED  
REFLEX ACTIVITY

A. A. GARIBIAN, I. R. MADATOVA, L. G. KAZARIAN,  
T. P. VALUKH, M. L. GAMBARIAN

The conditioned reflexes under cerebellum and its nucleus dentatus' damage have been studied. The experiments have been carried out on white rats and dogs by feeding method. It has been shown that the damage of cerebellum, nucleus dentatus leads to the abolishment of the adaptation-trophical influence of cerebellum on the brain cortex.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бериташвили И. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М., 212, 1974.
2. Гамбарян Л. С. Вопросы физиологии двигательного анализатора. М., 1962.
3. Карамян А. И. Физиолог. ж. СССР, 35, 2, 167, 1949.
4. Карамян А. И. Эволюция функции мозжечка и больших полушарий головного мозга. Л., 256, 1956.
5. Красусский В. К. Ж. высшей нервной деят. 7, 5, 733, 1957.
6. Лившиц Н. Н. Тр. Ин-та физиологии им. И. П. Павлова. 2, 11, 1947.
7. Орбели Л. А. Избр. тр. I. Вопросы эволюционной физиологии. 457, М.—Л., 1961.
8. Орбели Л. А. Избр. тр. II. Адаптационно-трофическая функция нервной системы. 608, М.—Л., 1962.
9. Попов Н. Ф. Сб.: Высшая нервная деятельность. 140, М., 1929.
10. Суворов Н. Ф. Сб.: Стриопаллидарная система. 3, Л., 1973.
11. Фанарджян В. В. Регуляторные механизмы восходящего влияния мозжечка. 75, Ереван, 1966.
12. Grott J. De. The rat Forebrain in stereotaxic coordinates. Amsterdam, 1959.