

ՀԱՂԱՇՄԵՐ · СТАТЬИ

Биол. ж. Армении, г. 40, № 7, 521—532, 1987

УДК 612.821.6+612.822.6:599.365+599.742.1

СРАВНИТЕЛЬНО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ РОЛИ
ГИППОКАМПА В ИНТЕГРАТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
МОЗГА У НАСЕКОМОЯДНЫХ И ХИЩНЫХ

А. И. КАРАМЯН, Т. Н. СОЛЛЕРТИНСКАЯ, М. К. РЫЖАКОВ

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. Н. М. Сеченова

АН СССР, Ленинград

Аннотация — Сравнительное изучение характера влияния гиппокампа (поля СА1) на становление условнорефлекторной деятельности мозга у насекомоядных (ежи) и хищных (собаки) показало следующее. У ежей с выработанными условными рефлексиями деструкция поля СА1 оказывает кратковременное облегчающее влияние на условнорефлекторную деятельность. После предварительного разрушения гиппокампа на стадии формирования положительных УР и процессов внутреннего торможения наблюдается облегчение. На стадии упрочения снижаются величина УР и показатель их выполнения. У хищных гиппокамп оказывает более выраженное влияние на формирование УР, чем на их сохранение. Деструкция гиппокампа у собак оказывает более значительное, чем у ежей, влияние на формирование процессов внутреннего торможения. Таким образом, по мере эволюции наблюдается специализация регулирующего влияния гиппокампа, направленная преимущественно на регуляцию процессов внутреннего торможения.

Անոտացիա — Եղբատակերների (ողնիկներ) և գիշատիչների (շներ) մոտ ուղեղի պայմանական ռեֆլեկտոր զործունեության կազմավորման տարրեր էտապների վրա հիպոկամպի ազդեցության քննության համեմատական ուսումնասիրությունը ցույց է տվել հետևյալը. մշակված պայմանական ռեֆլեքսներով ողնիկների մոտ СА1-ից հետո դեստրուկցիան ունենում է կարճատև թթվահանող ազդեցություն պայմանական ռեֆլեկտոր զործունեության վրա: Հիպոկամպի լրացուցիչ վնասումից հետո թթվահանում է դիտվում դրական պայմանական ռեֆլեքսների և ներքին արգելափակման պրոցեսների կազմավորման էտապում: Ամրապնդման փուլում նվազում են պայմանական ռեֆլեքսների չափը և նրանց իրականացման ցուցանիշը: Գիշատիչների մոտ հիպոկամպը առավել արտահայտված ազդեցություն է ունենում պայմանական ռեֆլեքսների կազմավորման վրա, քան նրանց պահպանման վրա: Հիպոկամպի դեստրուկցիան շների մոտ ավելի մեծ ազդեցություն է ունենում ներքին արգելափակման պրոցեսների կազմավորման վրա, քան ողնիկների մոտ: Այսպիսով, բնույթի տարբերությամբ չափի դիտվում է հիպոկամպի կարգավորիչ ազդեցության մասնագիտացում՝ ուղղված առավելագույնս ներքին արգելափակման պրոցեսների կարգավորմանը:

abstract — The comparative study of the character of hippocampal influence (CAI field) on conditional reflex activity foundation in insectivores (hedgehogs) and carnivores (dogs), showed the next. In hedgehogs with worked out conditional reflexes the destruction of CAI field causes the short latency facilitative influence on conditional reflex activity. After previous hippocampal lesion on the stage of conditional reflexes foundation and the processes of inside inhibition the facilitation is to be seen. On the consolidation stage the decrease of conditional reflexes activity is observed. In carnivores hippocamp has more obvious influence on the conditional reflex formation, than on its preservation. In dogs hippocampal destruction causes greater influence on inside inhibition formation than in hedgehogs, during evolution there is a specialization of hippocampal regulating influence, aimed mainly on inside inhibition processes.

Ключевые слова: млекопитающие (насекомоядные и хищные), гиппокамп, условные рефлексы.

Несмотря на то, что в настоящее время имеется большое количество работ [2—16, 18—23, 25] о роли гиппокампа в регуляции высших функций мозга у различных представителей позвоночных, они в подавляющем большинстве случаев содержат противоречивые данные, не позволяющие сделать каких-либо сравнительно-физиологических обобщений. Причиной этого является, с одной стороны, отсутствие унифицированных методических приемов исследований. С другой стороны, имеющиеся сравнительно-физиологические данные получены либо на филогенетически очень близких видах (крысы, кролики), либо на животных различных таксономических групп, не связанных сходной экологией, общим родством и т. д. Между тем сравнительно-физиологическими исследованиями нашей лаборатории было установлено, что тормозящее влияние гиппокампа на гипоталамические образования и условнорефлекторную деятельность в ряду рептилии—грызуны формируется постепенно и отчетливо выражено лишь у млекопитающих [8, 16]. Для более полного представления об эволюционных особенностях формирования характера влияния гиппокампа на деятельность новой коры представлялось интересным изучить его у двух представителей млекопитающих: насекомоядных (ежи) и хищных (собаки). Это тем более интересно, что исследований в таком аспекте на начальном этапе эволюции млекопитающих (насекомоядные) в литературе не имеется.

Материал и методика. Опыты проведены на 18 европейских ежей (*Erinaceus europaeus* L.) и 9 беспородных собаках. С целью унификации исследований нами была создана общая для обоих видов модель оборонительной методики, основывающаяся на классической методике В. И. Протопопова (1909). Животное (еж или собака) помещалось в звукоизолирующую камеру и жестко фиксировалось. Левая передняя конечность посредством системы рычагов присоединялась к потенциометрическому датчику, позволяющему регистрировать величину и характер двигательной реакции. К этой же конечности прикреплялись электроды для электрокожного раздражения. Помимо двигательных, у животных регистрировали и вегетативные компоненты: частоту сердечных сокращений и дыхание. Электрокардиограмму (ЭКГ) регистрировали в грудном отведении с помощью пластинчатых электродов, инеамограмму у ежей с помощью угольного датчика, у собак—при помощи капсулы Марей, соединенной с электроэнцефалографом через емкостный преобразователь. В опыте производилась автоматическая регистрация латентных периодов (ЛП) двигательных реакций и межсигнальной активности. У ежей регистрировали также суммарную электрическую актив-

ность сенсомоторной и лимбической коры. Все показатели регистрировали с помощью чернилопишущего электроэнцефалографа «San'ei» (Япония), или приборе УСЧ 8-03. Условными раздражителями служили: для собак—звонок интенсивностью 75 дБ, метроном—120 уд. мин., тон 1000 Гц и дифференцировочный к нему—тон 500 Гц интенсивностью 55—60 дБ, а также свет лампы мощностью 100 Вт, установленной на расстоянии 1 м от головы животного; для ежей—тон 1000 Гц и дифференцировочный к нему—тон 200 Гц интенсивностью 60 дБ. Продолжительность изолированного действия условных раздражителей для ежей составляла 6 с, а интервалы отставлений—15, 20, 25 и 30 с, для собак—10 с и 20, 30 и 40 с соответственно. Безусловное раздражение наносили от стимулятора ЭСП-2, продолжительность его составляла 0,15 с для ежей и 1,8 с для собак, сила в 2 раза превышала пороговую величину. Собакам предъявлялось 12 сочетаний за опыт (по 3, разных модальностей), ежам—по 6—8 сочетаний. Межстимульные интервалы составляли 1—3 минуты. Гиппокамы разрушали стереотаксически: у ежей по координатам атласа Штарка [17], у собак—по координатам атласов Лима с соавт. [24] и Адрианова, Меринг [1]. Для ежей использовали электролитический способ разрушения с помощью электростимулятора фирмы «Альвар» следующими параметрами тока: 100 Гц, 0,5 мс, 5 мА, в течение 20 с. через биполярные никромовые электроды диаметром 0,15 мм, в заводской изоляции с активным кончиком—0,5 мм. Разрушение аналогичных полюс гиппокампа у собак производили путем коагулирования хирургическим коагулятором ЭХВЧ 30-01, монополярно, через никромовые электроды диаметром 0,15 мм в усиленной изоляции с активным кончиком—1 мм, током частотой 1,76 МГц, при экспозиции—10 с. После окончания экспериментов под нембуталовым наркозом животным производили инъекцию эфира или аммиака в сердце, мозг извлекали и фиксировали в 10%-ном формалине. Затем на замораживающем микротоме изготовляли срезы толщиной 90—120 мкм для ежей и 900 мкм для собак с последующим фотографированием. Срезы мозга ежей окрашивали предварительно по Нисслю. Все показатели обрабатывали статистически: вычисляли среднегрупповые $\bar{M}$, m и дисперсии, достоверности различий устанавливали по Т-критерию Стьюдента и F-критерию Фишера.

Результаты и обсуждение. 1. *Влияние гиппокампальных структур на условнорефлекторную деятельность ежей.* Изучение последовательности формирования условных реакций по различным показателям их у насекомыхных выявило следующее. У нитактиных ежей сначала формируются вегетативные условные рефлексы (УР) в виде урежения частоты сердечных сокращений (ЧСС) на $1,7 \pm 0,15\%$ по сравнению с фоном и учащения дыхания до $64,0 \pm 7,7\%$ с одновременным уменьшением амплитуды дыхательных движений. Двигательный компонент УР появлялся позже, к $15,3 \pm 5,2$ сочетанию условного стимула с безусловным, а 75% критерия упрочения достигал лишь после $37,2 \pm 6,9$ опытных дней. В начальном периоде формирования двигательная реакция носила диффузный характер, являясь, по-видимому, частью обще двигательной реакции на болевое воздействие и характеризовалась нестабильностью латентных периодов, малой величиной и низким показателем осуществления. Электроэнцефалографические (ЭЭГ) корреляты УР в виде высокоамплитудного тета-ритма формировались параллельно двигательному компоненту и были лучше выражены в сенсомоторной, чем в лимбической коре. Было обнаружено, что угашение положительных УР у ежей возможно и характеризуется определенной последовательностью. Так, после $4,5 \pm 0,9$ неподкреплений условного стимула исчезали двигательные ответы, а затем после $11,4 \pm 1,0$ неподкреплений происходила полная редукция сердечных и дыхательных реакций. ЭЭГ УР угасались последними.

Изучение особенностей формирования дифференцировочного торможения показало, что несмотря на длительное применение дифференцировочного сигнала без подкрепления, выработать у ежей абсолютную дифференцировку не удается, ее уровень не превышает у ежей 75%. В особенности это правомерно в отношении ЭКГ, ЭЭГ и дыхательных компонентов оборонительного УР. Следует отметить, что образование у ежей запаздывающих условных реакций также возможно, но сопровождается значительными трудностями, вероятно, вследствие низкой организации ЦНС насекомых. Так, если при интервалах отставления 15, 20, 25 и 30 с среднegrupповые показатели недействительной фазы двигательной реакции составляли $5,1 \pm 0,4$, $5,7 \pm 0,6$, $7,5 \pm 1,2$ и $8,8 \pm 0,7$ с соответственно, то при дальнейшем увеличении времени отставления эта фаза увеличивалась незначительно, часто растормаживалась, появлялись невротические реакции: гиперактивность, сменяющаяся полной арефлексией, повышение фоновых ЧСС и частоты дыхания, нарушения сердечного ритма, дефекация и уриция и т. д.

Изучение роли гиппокампа в условнорефлекторной деятельности у ежей проводилось в двух сериях опытов. В 1-й серии экспериментов исследовали влияние двустороннего разрушения полей СА1 гиппокампа на выработанные положительные и отрицательные УР. Во 2-й серии изучали это влияние на процессы формирования условнорефлекторной деятельности на начальных этапах обучения и на стадии ее упрочения. Было установлено, что у ежей с выработанными УР двустороннее разрушение гиппокампа не вызывает отчетливых нарушений условнореф-

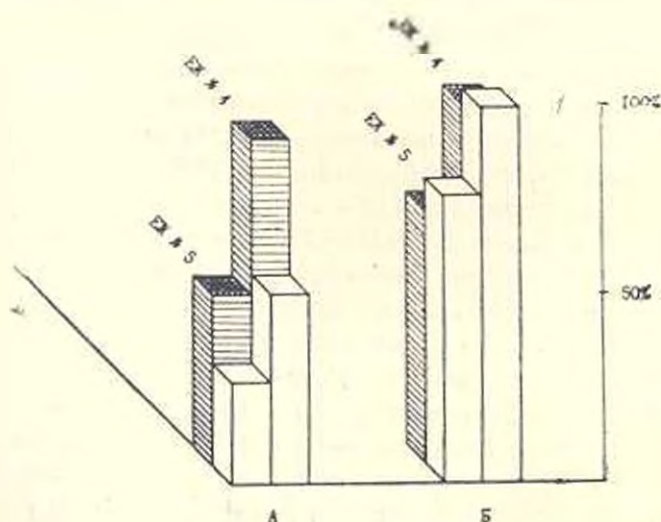


Рис. 1. Влияние разрушения гиппокампа у ежей № 4 и № 5 на сохранение положительных УР (А) и дифференцировочного торможения (Б). По оси ординат—процент правильных ответов. Чистые столбики—до операции, заштрихованные—после разрушения гиппокампа.

лекторной деятельности. Более того, наблюдалось значительное улучшение осуществляемости и увеличение силы двигательного и дыхательного компонентов УР с одновременным увеличением с $2,3 \pm 0,3$ до $2,9 \pm 0,3$ с латентных периодов двигательных УР (рис. 1). Помимо этого,

отмечалось также снятие невротических явлений, снижение числа межсигнальных реакций. Дифференцировочное торможение после операции незначительно ослаблялось. Однако скорость и последовательность угашения всех компонентов УР у оперированных животных существенно не отличались от таковых у контрольных. Следует отметить, что вышеописанные изменения условнорефлекторной деятельности носили кратковременный характер и наблюдались до 2-х недель после операции. Таким образом, можно предположить, что гиппокамп не оказывает существенного влияния на сохранение условных рефлексов на уровне насекомых.

Во 2-й серии опытов было установлено, что у ежей с предварительно разрушенным гиппокампом положительные условные рефлексы появляются и достигают максимальной выраженности уже к 3—5 блоку, тогда как у интактных—лишь к 7—9 блоку. Особенно ярко этот эффект можно было наблюдать при изучении динамики вегетативных показателей УР. Так, сердечный и дыхательный компоненты УР в виде брадикардии и тахипноэ появлялись раньше двигательного компонента и достигали максимальной выраженности уже после первого блока (рис. 2). Однако эффект облегчения, обнаруженный у оперированных

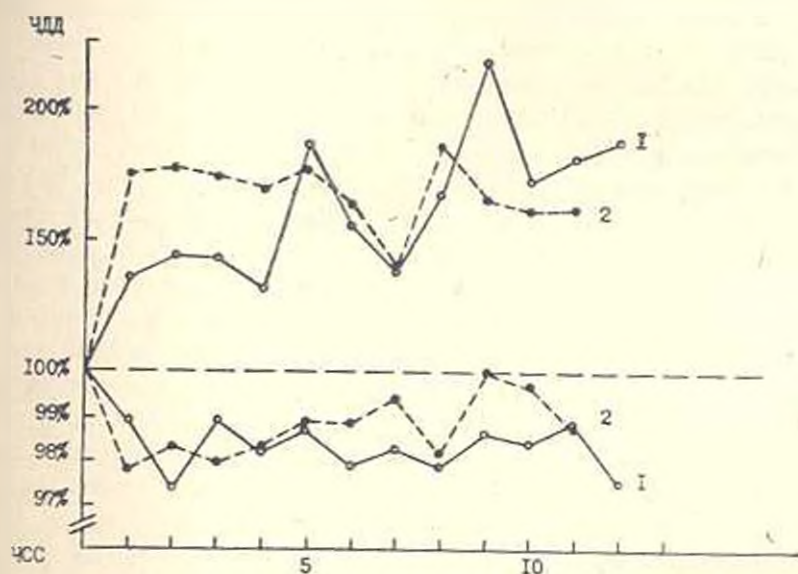


Рис. 2. Динамика вегетативных компонентов УР у ежей. А—частота дыхания, Б—ЧСС у интактных (1) и оперированных (2) животных. По оси абсцисс—блоки опытов. По оси ординат—процент показателя к фону.

животных на этапе становления УР, исчезал на стадии их стабилизации. Более того, при изучении динамики стабилизации вегетативных компонентов четко намечалась тенденция к редукции выраженности сердечной (с пятого блока) и дыхательной (с восьмого блока) реакций на условный стимул. Данная закономерность наблюдалась нами и при изучении динамики двигательного компонента оборонительного рефлекса. Более высокий показатель осуществленных двигательных УР наблюдался именно на протяжении первых двенадцати опытов ($21,3 \pm 2,5\%$).

против $10,7 \pm 0,4\%$ у интактных ежей, $P < 0,01$. Величина двигательного компонента УР у оперированных животных достоверно ($P < 0,05$) превышала таковую у интактных на протяжении первых 7 блоков. После разрушения гиппокампа отчетливо проявлялся эффект увеличения латентных периодов двигательной реакции животных — до $2,8 \pm 0,1$ с ($P < 0,01$) по сравнению с контролем ($2,2 \pm 0,1$ с). После разрушения полей СА1 гиппокампа электрографические реакции в виде появления ритмической активности в тета-диапазоне при предъявлении животным условного стимула исчезали во всех отделах коры. Изучение формирования процессов внутреннего торможения установило следующее. Сердечные и дыхательные УР у ежей с разрушенным гиппокампом угасали после $15,4 \pm 3,3$ и $17,8 \pm 3,1$ неподкреплений соответственно, т. е. медленнее, чем у интактных. Угашенные реакции в последующих опытах легко восстанавливались. Дифференцировочное торможение у ежей с разрушенным гиппокампом вырабатывалось «с места» и уже через 6 предъявлений достигало 96% критерия сформированности как по двигательному, так и по вегетативным показателям условнорефлекторной деятельности. Опыты по выработке запаздывающих условных рефлексов показали, что оперированные животные по такому показателю, как величина недействительной фазы УР, гораздо успешнее, чем контрольные, справлялись с этой задачей. Так, при отставлении безусловного подкрепления 20 с величина недействительной фазы составляла у них $7,8 \pm 0,8$ с ($P < 0,05$); при 25 с — $10,8 \pm 1,0$ с ($P < 0,05$), при 30 с — $9,2 \pm 0,9$. Более того, на фоне разрушения запаздывающие УР были более специализированными, приуроченными к моменту болевого подкрепления, при их выработке у животных не наблюдалось невротических реакций даже при отставлении более 25 с, как это имело место у интактных ежей. Однако на протяжении всего периода выработки запаздывающих показателей осуществленных двигательных реакций у оперированных животных был достоверно ниже, чем у интактных. При увеличении времени отставления до 15 с и выше у ежей с разрушенным гиппокампом величина двигательной реакции практически не изменялась, в то время как у интактных она значительно возрастала. Таким образом, изложенные данные свидетельствуют о том, что разрушение гиппокампа у ежей различно влияет на основные этапы условнорефлекторной деятельности. У ежей с выработанными условными рефлексами деструкция полей СА1 оказывает кратковременное облегчающее влияние на условнорефлекторную деятельность. После предварительного разрушения гиппокампа на стадии формирования положительных УР и процессов внутреннего торможения наблюдается облегчение. В то же время на стадии упрочения выявляется снижение величины УР и показателя их выполнения.

2. *Влияние гиппокампальных структур на условнорефлекторную деятельность у собак.* У интактных собак положительные условные рефлексы на стимулы всех использованных модальностей появлялись к $9,8 \pm 1,7$ сочетанию, а упрочались до 80% критерия выработки после $18,6 \pm 1,4$ сочетания условного раздражителя с безусловным. Среднегрупповой показатель осуществленных двигательных рефлексов на этапе стабилизации условнорефлекторной деятельности составлял 0,86,

число межсигнальных реакций не превышало $16,1 \pm 2,6$ за один опыт. У интактных животных угасательное торможение вырабатывалось легко, двигательные ответы угасались после $4,7 \pm 0,3$ неподкреплений, а вегетативные компоненты — после $7,3 \pm 0,8$ неподкреплений. Отсутствие выраженного угашения по двигательному компоненту отмечалось лишь у одной собаки (Микрон), отличавшейся слабостью тормозных процессов. Следует отметить, что при последующих угашениях интактным собакам требовалось гораздо меньшее число неподкреплений, чем в первом опыте по изучению этого вида внутреннего торможения. Эта закономерность наблюдалась у всех животных без исключения. Дифференцировочное торможение достигало 80% уровня сформированности в среднем после 20 неподкреплений, а после 30 предъявлений дифференцировочного раздражителя оно становилось абсолютным. Интересно отметить, что у интактных животных мы не наблюдали растормаживания дифференцировок, достигших 100% критерия выработки, несмотря на то, что им было предъявлено более 100 неподкрепляемых раздражителей. При выработке дифференцировки у собак наблюдались значительные индивидуальные различия в скорости ее упрочения. Запавдывательное торможение вырабатывалось у интактных животных при интервалах задержки от 15 до 40 с. Недеятельная фаза запаздывания при максимальном отставлении составляла $18,8 \pm 3,3$ с. Однако в процессе выработки запаздывания, тестируемого по таким показателям, как длительность недействующей фазы двигательного УР и его величина, у некоторых животных наблюдалось снижение показателя осуществленных двигательных реакций, хотя сдвиги ЧСС и дыхания при этом оставались приуроченными к моменту подкрепления.

Изучение роли поля СА1 гиппокампа у собак проводилось также в двух сериях опытов: в 1-й — на фоне выработанных УР, во 2-й — в период их формирования и стабилизации.

В 1-й серии опытов было обнаружено, что разрушение гиппокампа оказывает кратковременное подавляющее влияние на условнорефлекторную деятельность мозга. Так, в первые три дня УР были слабо выражены или отсутствовали, однако к 5—6-му опытному дню они восстанавливались и в основном достигали дооперационного уровня. После разрушения гиппокампа тормозные УР у собак не нарушались: дифференцировки сохранялись, угашение происходило после 2—3-х неподкреплений. Таким образом, изложенные данные свидетельствуют о том, что двустороннее разрушение поля СА1 дорсального гиппокампа у собак с упроченными положительными и отрицательными УР не приводит к существенным нарушениям условнорефлекторной деятельности.

Результаты исследований 2-й серии, проведенные на собаках с предварительно разрушенными аналогичными полями гиппокампа, выявили достоверное замедление процессов образования ($P < 0,01$) и, особенно, упрочения ($P < 0,001$) положительных УР на стимулы всех использованных модальностей. Двигательные ответы появились лишь к $19,3 \pm 3,9$ сочетанию, а упрочились после $46,4 \pm 8,0$ сочетаний условного стимула с безусловным. Общим эффектом повреждения гиппокампа было увеличение ЛП двигательной оборонительной реакции, особенно на этапе

формирования. Так, к 60 применению тона 1000 Гц ЛП у оперированных животных составляли 2.98 ± 0.25 с, в то время как у интактных — 1.66 ± 0.18 с ($P < 0.05$). Величина двигательных УР на стимулы всех модальностей у оперированных животных была достоверно более низкой, особенно на стадии формирования. Следует отметить, что к 3-му месяцу происходила заметная компенсация нарушенных функций по всем изученным показателям. Так, к 270 применению условного стимула величина рефлекса и ЛП у оперированных и контрольных животных достоверно не различались (рис. 3). Одним из наиболее характерных

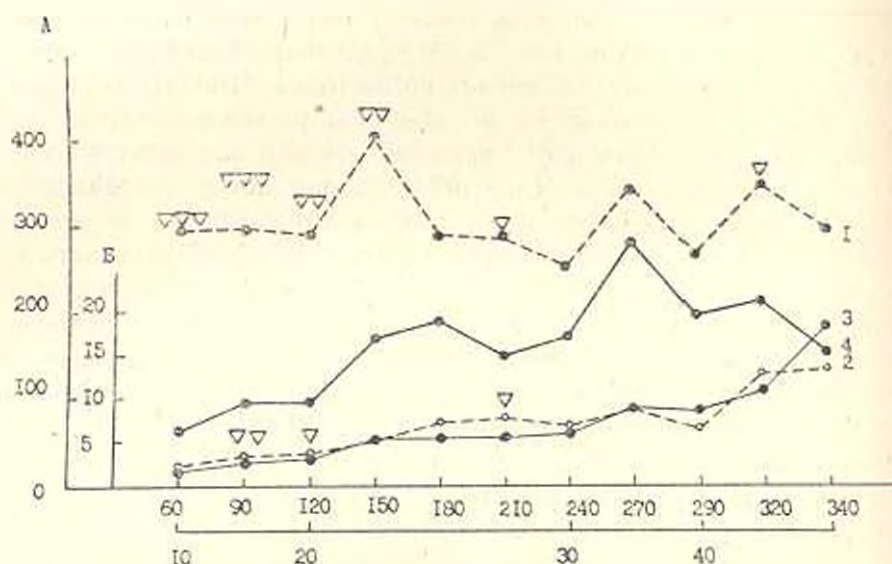


Рис. 3. Динамика выработки запаздывающих оборонительных УР на звонок у интактных собак (1, 3) и собак с разрушенным гиппокампом (2, 4). По оси абсцисс—количество оставлений (верхняя ось) и интервалы отставления в секундах (нижняя ось). По оси ординат—величина двигательного УР в условных единицах (А) и недействительная фаза запаздывающих УР в секундах (Б). Достоверности различий: τ — $p < 0.05$, $\tau\tau$ — $p < 0.01$, $\tau\tau\tau$ — $p < 0.001$.

нарушений, имеющих место после операции, было также снижение показателя осуществленных двигательных УР (в среднем до 0,75) на этапе упрочения, что ниже, чем в контроле ($P < 0.01$). Несмотря на более низкий фон условнорефлекторной деятельности у животных с разрушенным гиппокампом, двигательная активность, выражавшаяся в числе сигнальных реакций за опыт, достигала у них 53.1 ± 10.6 ($P < 0.001$). Тем не менее, вегетативные показатели условнорефлекторной деятельности у них были достоверно ($P < 0.05$) менее выражены и медленнее возвращались к исходному уровню после применения безусловного раздражителя. Отмечена также меньшая изменчивость сердечной реакции в ответ на безусловный стимул ($F = 8.33$), (рис. 4).

После разрушения гиппокампа у собак значительно нарушался процесс образования и упрочения тормозных реакций. Дифференцировочное торможение в среднем лишь к 35 предъявлению достигало 80%-ного уровня сформированности, а 100%-ного уровня выработки достиг-

нуть не удалось, несмотря на большое количество (более 100) предъявлений дифференцировочного раздражителя. У трех животных этой группы соотношение между положительными и дифференцировочными рефлексамии носило ультрапарадоксальный характер. Оперированные собаки начинали реагировать на дифференцировочный раздражитель лишь спустя некоторое время после его введения, в то время как у ин-

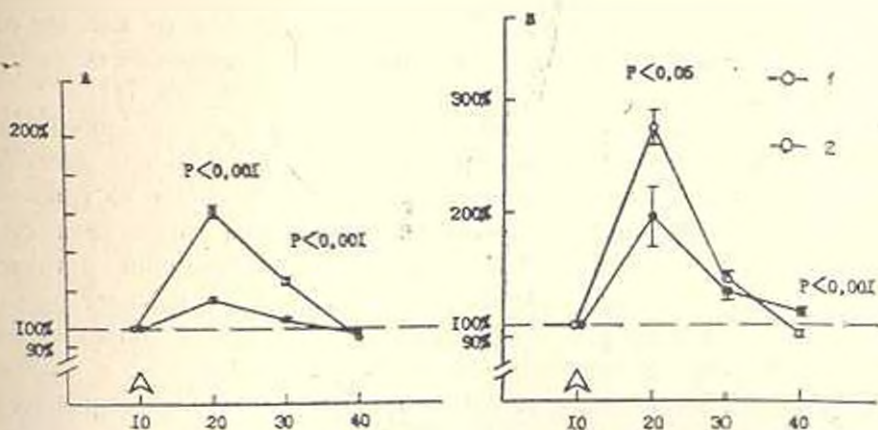


Рис. 4. Динамика изменений ЧСС (А) и дыхания (В) в ответ на предъявление условного стимула (стрелка) у intactных собак (1) и собак с разрушенным гиппокампом (2) с однотипным характером вегетативных реакций. По оси абсцисс — время (в с). По оси ординат — процент показателя к фону.

тактных животных подобных нарушений феномена генерализации не наблюдалось. Угасательное торможение после разрушения гиппокампа вырабатывалось с трудом, в особенности по вегетативным показателям. При повторном угашении скорость угасания либо не изменялась, либо возрастала. Интересные закономерности обнаружены нами в процессе выработки у оперированных собак запаздывающих УР. Так, скорость формирования и величина недействительной фазы запаздывания при отставлении до 20 с у них была выше, чем у intactных животных. Однако при увеличении времени отставления до 30—40 с наблюдалась обратная картина: недействительная фаза запаздывания составляла у оперированных собак лишь $13,6 \pm 1,5$ с. Во время изолированного действия условного стимула при выработке запаздывающих УР с временем отставления свыше 30 с у трех собак с разрушенным гиппокампом имели место двигательное беспокойство, вокализация, тремор, в то время как у двух других — сонливость, зевательные движения. Эти явления рассматривались нами как невротические реакции.

Таким образом, изложенные данные свидетельствуют о том, что на уровне хищных гиппокампа оказывает более выраженное влияние на формирование УР, чем на их сохранение. В отличие от насекомоядных, деструкция гиппокампа у собак оказывает более значительное влияние на формирование процессов внутреннего торможения. Компенсаторные реакции мозга заметно выражены лишь у хищных.

Полученные нами данные свидетельствуют о формировании опреде-

ленного характера регулирующего влияния гиппокампа на основные этапы условнорефлекторной деятельности у насекомоядных и хищных. Установлено, что на стадии стабилизации (на фоне выработанных и упроченных УР) разрушение полей СА1 дорсального гиппокампа оказывает незначительное кратковременное влияние на условнорефлекторную деятельность ежей и собак. Следует подчеркнуть, что у насекомоядных влияние гиппокампа носило выраженный облегчающий характер. У собак деструкция гиппокампа оказывала кратковременное подавляющее влияние на формирование УР. Аналогичное подавляющее влияние разрушения гиппокампа на условнорефлекторную деятельность хищных было показано ранее многими авторами [2, 4, 5, 10—12, 14].

К сожалению, в литературе отсутствуют данные об особенностях влияния гиппокампа на условнорефлекторную деятельность насекомоядных. Подавляющее большинство работ, выполненных на грызунах, свидетельствует о том, что разрушение гиппокампа у крыс, кроликов и морских свинок вызывает облегчение выполнения реакций активного двустороннего избегания [4, 11, 21] и значительно нарушает реакции пассивного избегания [10, 11, 21, 22]. Исследованиями нашей лаборатории было установлено, что после разрушения полей СА3 у кроликов наблюдается кратковременное усиление ЭЭГ показателей оборонительных УР в корковых и подкорковых структурах мозга [8]. К сожалению, провести полную аналогию полученных на насекомоядных данных с таковыми, полученными на грызунах, несколько затруднительно, так как последние обладают более высокоорганизованными формациями новой коры. В сравнительно-физиологических исследованиях на рептилиях было обнаружено, что гиппокамп осуществляет специализированное активирующее влияние на гипоталамические образования и высшие нервные функции [8, 16]. Полученные нами во 2-й серии опытов данные наиболее сложно интерпретировать. Обнаружено, что после предварительного разрушения гиппокампа у ежей на стадии формирования положительных УР наблюдается значительное их облегчение. В особенности это касается вегетативных показателей УР. На стадии же упрочения выявляется снижение величины УР и показателя их осуществления. Несколько иная картина обнаруживается у собак. Предварительная деструкция гиппокампа выявила у них достоверное замедление процесса формирования УР на стимулы всех использованных модальностей, снижение выраженности и осуществимости вегетативных компонентов оборонительных УР. Аналогичный характер влияния гиппокампа мог быть прослежен у собак и на стадии упрочения УР, хотя по истечении 2—3 месяцев у хищных, в отличие от насекомоядных, имели место выраженные процессы компенсации.

Таким образом, можно предположить, что у хищных предварительное разрушение гиппокампа замедляет и ухудшает выработку УР на всех этапах условнорефлекторной деятельности мозга. Что же касается насекомоядных, то деструкция гиппокампа у них оказывает двойное влияние: на стадии формирования оно, вероятно, носит неспециализированный облегчающий характер, в то время как на стадии упрочения УР приобретает тормозный характер.

Хорошо известно, что одним из дискуссионных и наиболее интересных вопросов является вопрос об отношении гиппокампа к процессам внутреннего торможения. Согласно представлениям Граштыяна, Дугласа, Кимбла, функции гиппокампа млекопитающих тесно связаны с регуляцией процессов внутреннего торможения [19, 20, 23]. При этом ряд авторов указывает на то, что наиболее значительные нарушения выработки отрицательных УР наблюдались у животных с предварительно разрушенным гиппокампом [6, 9, 13, 15]. В наших экспериментах было установлено, что на фоне выработанных УР деструкция гиппокампа у ежей приводит к незначительному ослаблению дифференцировочного торможения, в то время как угасательное торможение практически не меняется. У собак с упроченными положительными и отрицательными УР после разрушения гиппокампа существенных нарушений со стороны тормозных реакций не наблюдаются. Иной характер нарушений процессов внутреннего торможения имел место во 2-й серии опытов. Обнаружено, что у ежей на фоне деструкции гиппокампа образование и упрочение дифференцировочного и запаздывательного торможения происходят быстрее. В то же время угашение УР замедляется. У собак же во 2-й серии опытов изменения формирования всех изученных видов внутреннего торможения на фоне деструкции поля СА1 гиппокампа носили сложный характер с чертами явной специализации. Наиболее трудно вырабатывалось и упрочивалось дифференцирование чистых тонов, при этом резко снижалась адекватность реакций (явление ультрапарадоксальности). Ухудшалось формирование запаздывающих УР с временем отставления свыше 30 с, у животных появлялись признаки невротических реакций. Нарушения внутреннего торможения наблюдались также при повторных попытках угашения УР. Анализ динамики повторных серий угашения показал, что наибольшие изменения имели место со стороны процессов памяти. Таким образом, если рассматривать роль гиппокампа в регуляции процессов внутреннего торможения как проявление его специфической функции, то можно предположить, что она формируется лишь на этапе высших млекопитающих. У низших же ее представителей, очевидно, возможно сосуществование 2-х форм регулирующего влияния гиппокампа на процессы внутреннего торможения: более древней неспециализированной активирующей формы регуляции, присущей еще рептилиям [8, 16], и более молодой, но также неспециализированной, тормозной функции. Но если рептилии являются тем этапом эволюции, на котором неспециализированные формы влияния гиппокампа на положительные и отрицательные УР являются доминирующими, то несколько иные закономерности обнаруживаются у насекомых. На этом этапе эволюции млекопитающих преобладающей формой влияния гиппокампа на положительные и отрицательные УР являются тормозные эффекты, хотя в целом черты диффузности в характере влияния гиппокампа на высшие нервные функции еще сохраняются. У более высокоорганизованных млекопитающих (хищных) гиппокамп осуществляет более специализированное регулирующее влияние на процессы формирования и упрочения УР, преимущественно тормозного характера. При этом деструкция гиппокам-

пальных структур сопровождается максимальными изменениями со стороны эволюционно более поздно сформировавшихся видов внутреннего торможения. Однако этот вопрос намного сложнее, чем может показаться на первый взгляд, и требует поэтому специальных исследований как с учетом функциональной гетерогенности полей гиппокампа, так и с учетом филогенетического возраста различных видов внутреннего торможения, различных этапов становления ВНД и, наконец, адекватности методических подходов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Адрианов О. С., Мering Т. А. Атлас мозга собаки. 238, М., 1959.
2. Вавилова Н. М. Журн. высш. нервн. деят., 24, 4, 720—727, 1974.
3. Викоградова О. С. Гиппокамп и память. 333, М., 1975.
4. Гамбарян Л. С., Коваль Н. Н. Гиппокамп. 103, Ереван, 1973.
5. Гамбарян Л. С., К. Гехт, Саркисов Г. Т., Коваль Н. Н., Казарян Г. М., Гарибян А. А., Саркисян Ж. С. Журн. высш. нервн. деят., 29, 1, 56—63, 1979.
6. Гарибян А. А., Судаков К. В., Гамбарян Л. С. Глубинные структуры мозга и поведение. 7—31, Ереван, 1985.
7. Гасанов Г. Г., Меликов Э. М. Нейрохимические механизмы гиппокампа, тета-ритм и поведение. 184, М., 1986.
8. Карамян А. И., Соллертинская Т. Н. Глубинные структуры мозга и поведение. 32—58, Ереван, 1985.
9. Коваль Н. Н., Саркисов Г. Т., Казарян Л. Г. Биолог. ж. Армении, 34, 5, 451—456, 1981.
10. Коваль Н. Н., Саркисов Г. Т. Журн. высш. нервн. деят., 33, 1, 10—25, 1983.
11. Коваль Н. Н., Саркисов Г. Т., Гамбарян Л. С. Септо-гиппокампаальная система и организация поведения. 127, Ереван, 1986.
12. Мering Т. А. Журн. высш. нервн. деят., 20, 1, 219—223, 1970.
13. Мering Т. А., Мухин Е. Н., Писирева М. Л. Журн. высш. нервн. деят., 22, 5, 917—923, 1972.
14. Ониани Т. Н. Интегративная функция лимбической системы. 302, Тбилиси, 1980.
15. Поливанова М. Ф., Липецкая А. И., Рытикова Л. С., Макаручук И. Е., Чайченко Г. М., Ганжа Б. Л., Зима Н. Г. XIV съезд Всесоюз. физиол. об-ва им. П. Павлова, Баку, 90, Л., 1983.
16. Соллертинская Т. Н., Сафаров Х. М., Устова М. Б. Журн. эвол. биохим. и физиол., 20, 3, 313—317, 1984.
17. Штурк М. Б. Мозг эмиссии, 240, Новосибирск, 1970.
18. Buzsaki G., Vanderwolf G. H. (Eds.) Electrical activity of the archicortex, 404; Budapest, Academic Press, 1985.
19. Douglas R. J. Psychol. Bull., 67, 416—442, 1967.
20. Grastyan E., Karmos G. Physiologie de l'Hippocampe. 225—239, Paris. Montpellier, 1962.
21. Gray J. A., McNaughton N. Neurosci. and Biobehav. Rev., 7, 2, 113—188, 1983.
22. Isaacson R. L., Pribram K. H. (Eds.) The hippocampus. 2. Neurophysiology and Behaviour. 445, New-York, Plenum Press, 1975.
23. Kimble D. P. Psychol. Bull., 70, 5, 285—295, 1968.
24. Lim P. K. S., Liu Ch.-N., Moffitt R. L. A stereotaxic atlas of the dog's brain/ Ed. by Ch. S. Thomas., 93, Springfield, 1960.
25. Selfert G. W. (Ed.) Neurobiology of the hippocampus. 627, London, Academic Press, 1983.

Поступило 14.IV 1987 г.