

4. Гамбарян Л. С., Казарян Л. Г., Саркисян Ж. С., Гарибян А. А. Физиол. журн. СССР, 62, 4, 481, 1976.
5. Гарибян А. А., Гамбарян Л. С. Поведение и базальные ганглии. 93, Ереван, 1982.
6. Костандов Э. А. Физиология высшей нервной деятельности. 1, Л., 1970.
7. Лишик К., Эндروци Э. В кн.: Рефлексы головного мозга. 352—364, М., 1965.
8. Огеляян В. А. В кн.: Стрионаллидарная система. 93—97, Л., 1973.
9. Саркисян Ж. С., Гамбарян Л. С. Паллидум. 138, Ереван, 1984.
10. Францевич Л. Н. Пространственная ориентация животных, Киев, 1986.
11. De Long M. F. J. Neurophysiol. 34, 3, 114, 1971.
12. Jasper H. a Ajmone-Marsan C. A stereotaxic atlas of Diencephalon of the Cat. Ottawa, 1953.
13. Rosvold H. E. Acta neurobiol. exp. (Warszawa), 32, 2, 439, 1972.

Поступило 4.III 1987 г.

Биолог. ж. Армении, т. 41, № 7, 1988 г.

УДК 612.821.6

ОТСРОЧЕННЫЕ РЕАКЦИИ У БЕЛЫХ КРЫС

И. Н. КОВАЛЬ, Г. Т. САРКИСОВ, Л. С. ГАМБАРЯН

Институт зоологии АН АрмССР, Ереван

Анализируются эксперименты с отсроченной условнорефлекторной реакцией на световой раздражитель у белых крыс в свете имеющихся в современной литературе данных.

Վեր են լուծվել պայմանական անհետման ընդ պայմանի զրգոնչի նկատմամբ հետաժգոտ պայմանական ռեֆլեկտոր օրակցիայի փորձերը՝ համեմատելից զրոյական մեջ եղած արվեստների լույսի ներքո:

The experiments with delayed conditioned reflex reactions to the light stimulant of white rats are analysed in the light of data of contemporary literature.

Краткосрочная память—пищевая мотивация—условный раздражитель.

При наличии обширной литературы, посвященной изучению условнорефлекторной деятельности у белых крыс, особенно заметна малочисленность исследований, касающихся отсроченных реакций у этих животных. Метод отсроченных реакций плодотворно использован как в нейропсихологических исследованиях, так и при изучении нейрофизиологических аспектов высшей нервной деятельности у разных животных [3—5, 7, 8, 10, 12—15]. Поскольку отсроченные реакции являются тестом на краткосрочную память «в чистом виде» (по Конорскому), очевидна актуальность такого рода исследований для понимания механизмов памяти и обучения на классическом подопытном объекте — белых крысах. К этому следует добавить, что преобладающее большинство нейрофизиологических исследований механизмов краткосрочной памяти проводилось на белых крысах на базе оборонительной мотивации, в то время как аналогичные опыты с пищевым подкреплением

единичны, и результаты их противоречивы [1, 6, 11]. Поэтому в качестве безусловного подкрепления нами использована вода.

Эти обстоятельства послужили причиной проведения экспериментов, результаты которых приводятся в настоящем сообщении.

Материал и методика. Опыты выполнены на семи половозрелых самцах белых крыс по описанной методике [1]. Подъемная прозрачная дверца отключает стартовый отсек от оперативного поля. На стенке, противоположной стартовому отсеку, слева и справа имеются круглые окошки, под которыми помещаются помалки. Освещение и, соответственно, наполнение помалки водой производилось в случайном порядке по схеме Геллермана. Когда крыса улавливала навяз побегки к освещенному окошку после подъема дверцы (за критерий обученности принимали 70—100% правильных побегов в трех последовательных опытах), в опыт вводили отсрочку. Проверив способность крысы выполнять отсроченную реакцию в одном опыте, на следующий опытный день проверяли сохранность условного рефлекса по обычной схеме без отсрочки. Следующий опыт с отсрочкой проводили, если крысы демонстрировали условнорефлекторное поведение, соответствующее принятому критерию. У некоторых крыс опыты с отсрочкой и без нее чередовались по несколько раз.

Результаты и обсуждение. Как показали наши опыты, введение отсрочки в эксперимент вызывало резкие нарушения в выполнении условнорефлекторного двигательного акта, имеющие характерные особенности у разных крыс. Проанализировав эти изменения, мы сочли возможным выделить две группы животных, в поведении которых наблюдались сходные закономерности. Одну группу составили крысы, которые быстро (в течение одного-двух экспериментов) восстанавливали исходный уровень адекватного методическим требованиям поведения в опытах, следующих за опытами с отсрочкой. У крыс этой группы в течение одного месяца мы применяли отсрочку в пяти опытах (чередую опыты по обычной схеме и с опытами с отсрочкой), таких крыс было четыре. Введение пятисекундной отсрочки в каждой пробе сопровождалось резким снижением правильных реакций, в среднем до 48% (рис. 1, оп. 39). На другой опытный день при тестировании по обычной схеме без отсрочки подопытные животные демонстрировали достаточно высокий уровень правильных реакций (90—100%). Затем мы применили нулевую отсрочку (проверили следовую реакцию крыс на условный раздражитель) и опять наблюдали заметное снижение уровня правильных реакций (рис. 1, оп. 41). После того, как мы убедились, что крысы четко «работают» по обычной схеме, мы попробовали предъявить отсрочку не в каждой пробе, а попеременно с реакциями на валитный раздражитель в течение одного опыта. Как видно из рис. 1 (оп. 43), нулевая отсрочка при такой постановке опыта оказалась вполне поспышной задачей для крыс. Увеличение времени отсрочки до трех секунд (рис. 1, оп. 45) снизило процент правильных реакций, но заметного ухудшения условнорефлекторного поведения по этому же показателю в следующих опытах без отсрочки (рис. 1, оп. 46, 47) не наблюдались. Следует обратить внимание на поведение крыс № 1, № 4. В частности, крыса № 1 продемонстрировала высокий уровень выполнения отсроченной реакции (90%), но в последующих опытах до

фонового уровня не дошла. У крысы № 4 в опытах с отсрочкой (оп. 43, 45) и в последующих опытах без нее (оп. 44, 46, 47) наблюдался высокий показатель правильных реакций на световой сигнал, но затем все-таки наступил «срыв», и она реагировала на условный сигнал на почти случайном уровне (рис. 1, оп. 48).

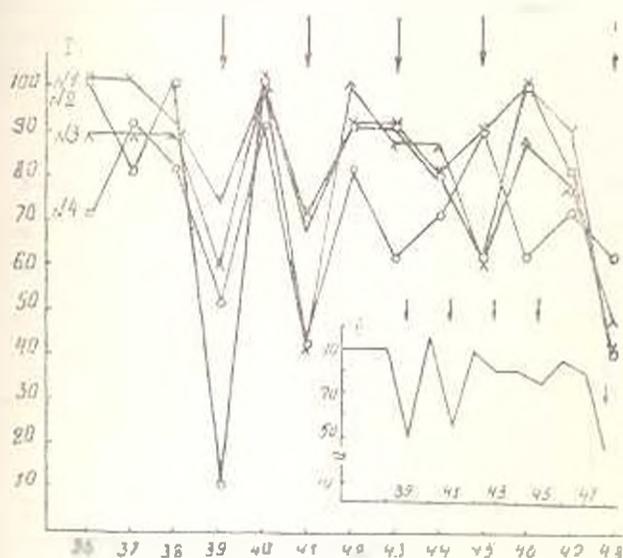


Рис. 1. Динамика отсроченного реагирования на световой раздражитель у крыс первой группы. На оси абсцисс отмечены опытные дни, на оси ординат—правильное выполнение условнорефлекторной реакции в процентах. I—график реагирования крыс №№ 1—4, II—усредненные данные для всей группы. Стрелками обозначены опыты в которых вводилась отсрочка (подробности в тексте).

Таким образом, у крыс первой группы в определенных условиях проявлялась способность к отсроченным реакциям. Но последние повлияли на обычное условнорефлекторное поведение у них.

У другой группы крыс (их было три) первое же применение отсрочки вызвало стойкие изменения в условнорефлекторном поведении не только в этом опыте, но и в последующих, проводимых по обычной схеме (рис. 2). Для достижения исходного фона потребовалось 50—80 проб, а у крысы № 7 критерия так и не удалось достичь.

Введение отсрочки у всех крыс сопровождалось нарушениями не только в условнорефлекторном поведении по показателю правильного реагирования, увеличивалось также время двигательной реакции. Так, если у обученных крыс время от момента подъема дверцы до момента достижения полаки составляло не более 4—5 сек, то после введения отсрочки оно увеличивалось до 25 сек и больше. Это увеличение обуславливалось либо выраженной ориентировочно-исследовательской реакцией, либо застойной пассивно-оборонительной реакцией, либо усиленным туалетом. Одна из крыс (№ 1) в некоторых пробах вообще отказалась от побегов. У многих из них наблюдались интенсивное мочеиспускание и частая дефекация.

Таким образом, у крыс, тестированных в наших опытах, отсрочка провоцировала нарушения как в общем, так и в условнорефлекторном поведении. Задача оказалась достаточно сложной, но эти нарушения проявлялись неодинаково у разных крыс. Очевидно, их нельзя квали-

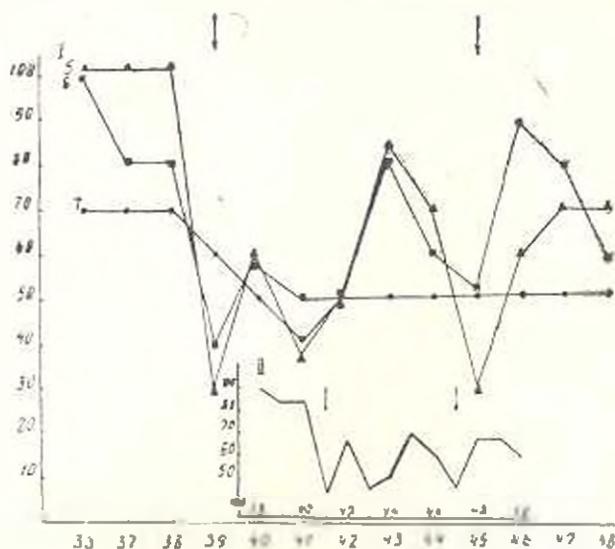


Рис. 2. Динамика отсроченного реагирования крыс второй группы. Условные обозначения для крыс №№ 5—7 те же, что на предыдущем рисунке.

фицировать как невроз, поскольку они не закончились «формированием патологических реакций, не имеющих адаптивного значения, ... мешающих нормальному протеканию других реакций», хотя и возникли «под влиянием функциональных приемов воздействия на мозг» [14]. Описанные выше явления (удлинение времени побегки, усиление ориентировочно-исследовательских реакций, выраженная пассивно-оборонительная реакция и т. д.) рассматриваются как проявление компенсаторных реакций, способствующих разрядке эмоционального напряжения [1, 10, 14].

Анализируя механизм, лежащий в основе формирования и функционирования краткосрочной памяти, Ю. Конорски предполагал, исходя из опытов на собаках и кошках, что «соответствующим раздражителем является пространственно-кинестетический образ пути к данной кормушке» и у обученного животного искусственный сигнал «по ассоциации вызывает активацию соответствующей группы нейронов, а эта активация поддерживается в течение всего периода отсрочки благодаря ревербирующим импульсам краткосрочной памяти, ... таким образом, в мозгу программируется соответствующий ответ, который животное и выполняет после того, как его отпускают» [7]. Бернташвили [4] придерживался таких же взглядов на нейрофизиологические механизмы, лежащие в основе отсроченных реакций.

В литературе указывается на возможность формирования отсроченных реакций у разных видов млекопитающих. У крыс же это возможно лишь при определенных методических условиях. Вероятно, это

можно объяснить развитием интегративных механизмов мозга млекопитающих. Обобщая большой экспериментальный и литературный материал, Батуев [2] выделяет в пределах класса млекопитающих несколько уровней эволюции ассоциативных функций мозга, подчеркивая, что грызуны характеризуются наиболее слабой структурной дифференцировкой коры больших полушарий на проекционные и ассоциативные поля. Причиной сравнительно низкого уровня аналитико-синтетической деятельности крыс является известная диффузность распределения афферентных систем в их головном мозгу.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аджаянцели Н. М., Орджоникидзе Ц. А. Ж. высш. нервн. деят., 35, 1, 1985.
2. Батуев А. С. Биолог. ж. Армении, 25, 6—7, 1972.
3. Батуев А. С. Неврофизиология коры головного мозга. Л., 1984.
4. Бериташвили Н. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М., 1974.
5. Буреш Я., Бурешова О. Тез. конф. «Совр. пробл. физиол. нервн. и мышечн. систем». Тбилиси, 1985.
6. Гогоберидзе М. М. Ж. высш. нервн. деят., 25, 3, 1985.
7. Конорски Ю. Интегративная деятельность мозга. М., 1970.
8. Лурия А. Р. Высшие корковые функции человека. М., 1962.
9. Нагшиши Т. А. Ж. высш. нервн. деят., 36, 1, 1986.
10. Никитин В. С. Ж. высш. нервн. деят., 37, 2, 1987.
11. Орлов А. А., Курина Н. П., Шугтов А. П. Ж. высш. нервн. деят., 37, 2, 1987.
12. Прибрам К. Ямки мозга. М., 1975.
13. Философ Л. А. Механизмы условно-рефлекторного и отсроченного поведения у обезьян. Л., 1979.
14. Хачикянцели М. М. Экспериментальная физиология высшей нервной деятельности. М., 1978.
15. Хачикянцели М. М., Сукнидзе Ц. Г. Ж. высш. нервн. деят., 28, 2, 1978.

Поступило 23.X 1987 г.

Биолог. ж. Армении, т. 41, № 7, 1988 г.

УДК 577.15.591.8

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ТЕРМОСТАБИЛЬНОСТИ АСПАРАГИНАЗЫ ДРОЖЖЕЙ *CANDIDA GUILLIERMONDII* ВКМ-У-42

К. Р. СТЕПАНИН, М. А. ДАВТЯН

Ереванский государственный университет, кафедра биохимии и проблемная лаборатория сравнительной и эволюционной биохимии

Для проявления активности аспарагиназы дрожжей *Candida guilliermondii* ВКМ-У-42 оптимальной является температура около 45°, при 60° в течение 15 мин фермент полностью теряет активность. L-аспарагин защищает белковую молекулу аспарагиназы от термоинактивации. Для восстановления биологической активности термоинактивированной молекулы аспа-