

РОЛЬ ЭНТОПЕДУНКУЛЯРНОГО ЯДРА В УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОМ ПОВЕДЕНИИ КОШЕК

Л.М. КАРАПЕТЯН, Ж.С. САРКИСЯН, Г.Т. САРКИСОВ

*Институт зоологии НАН Армении, лаборатория физиологии поведения животных,
375014, Ереван*

Установлено, что двустороннее повреждение энтопедункулярного ядра замедляет процесс выработки условных рефлексов, приводит к ускорению острого угашения и замедлению хронического угашения.

Յույց է տրված, որ էնտոպեդունկուլյար կորիզի երկկողմանի վնասումը դժվարացնում է պայմանական ռեֆլեքսների մշակման պրոցեսը, բերում է սուր մարման արագացման և խրոնիկական մարման դանդաղեցման:

The bilateral destruction of entopeduncular nucleus complicates the formation of conditioned reflexes, promotes acceleration of acute extinction and slowing of chronic extinction.

Условный рефлекс - энтопедункулярное ядро - угашение

Одной из важных проблем нейрофизиологии является изучение и выявление связей между закономерностью поведения и функциональной организацией мозговых структур, т.е. выяснение механизмов, обеспечивающих определенные адаптивные функции. Согласно концепции целостной деятельности мозга [1,4,8], все части его принимают то или иное участие в формировании поведения животных [2,3,5,7,9]. В связи с этим выдвигается проблема роли и удельного значения конкретной структуры в той или иной форме условнорефлекторной деятельности мозга.

Очень часто при исследовании роли стриопаллидума в условнорефлекторной деятельности объектом изучения избирается наружный членник паллидума, и полученные данные относят также к внутреннему сегменту, энтопедункулярному ядру (ЭЯ), подразумевая функциональное единство. Возможно, для этого есть основание, как, например, топическое расположение, сходство цитоархитектоники. Однако разное происхождение и различные взаимосвязи с корой и другими подкорковыми структурами, неодинаковая степень развития в процессе эволюции позволяют допустить, что наряду с общностью функций этих ядер между ними могут быть и функциональные различия [6,10].

Основной задачей нашего исследования являлось установление степени участия ЭЯ в формировании и сохранении условного пищевого рефлекса в ситуации слухового различения сигналов при выборе стороны пищевого подкрепления, а также в процессах угасательного торможения.

Материал и методика. Эксперименты проводили на половозрелых кошках обоего пола массой 2 - 2,5 кг. Использовали методику условных двигательных рефлексов с выбором стороны пищевого подкрепления, состоящего из двух частей: стартового отсека, представляющего собой квадратный ящик, передняя стенка которого состоит из прозрачной подвижной перегородки, и специальной камеры размерами 160 x 70 x 80 см. верхняя

крышка которой подвижна и снабжена зеркалами для наблюдения за кошкой. В правую и левую стенки камеры вмонтированы электрокормушки с педалями, каждая из которых представляет собой вращающийся диск с 8 чашечками для пищи. Нажатие на педаль приводило к автоматическому вращению диска с чашечками и подаче пищи. Над каждой педалью имеется маленькое окошечко, закрытое плексиглазовой перегородкой.

Вне камеры на одинаковом расстоянии от левой и правой кормушек находятся источники сигналов условных раздражителей. Такое расположение не даст возможности животному ориентироваться по местонахождению сигнала и находить сторону подкрепления.

Суть методики сводилась к следующему. На начальных этапах выработки рефлексов за окошечком над педалью животным показывали натуральный раздражитель (кусочки мяса). Попытки взять мясо приводили к случайным нажатиям на педаль и при этом срабатывала кормушка. Так вырабатывался условный рефлекс на безусловный раздражитель. На следующем этапе подключали условные раздражители. Кошка обучалась получению подкрепления с одной стороны на сигнал звонка, с другой - на метроном. После нескольких проб исключали показ натурального раздражителя.

Следует отметить, что наблюдали также траекторию движения животного после выхода из стартового отсека. Регистрировали следующие параметры: латентный период (ЛП) - время с момента подачи сигнала до выхода из стартового отсека, время двигательной реакции (ВДР) - время с момента выхода до нажатия на педаль. Сюда входит и время принятия решения, т.е. животное несколько секунд "обдумывает", в какую сторону идти. Искусственный раздражитель звучит до момента нажатия на педаль и получения пищи.

Таким образом, у всех кошек вырабатывались условные рефлексы с выбором стороны подкрепления. После достижения критерия выработки (90 -100 %) у всех животных производили угашение выработанной реакции и последующее ее восстановление. Угашение осуществляли по следующей схеме: как и во время выработки рефлекса в каждый опытный день животному предоставляли по 10 проб. Сторону экспериментатор выбирал по специальной таблице Гелсманна, во избежание стереотипа поведения. В процессе угашения животному подавали сигналы (звонок и тон), однако пищевого подкрепления не следовало. Наблюдения проводили в течение 20 дней, затем проводили восстановление угашенной реакции.

Кошки распределялись по трем группам: у животных I группы вырабатывали условные рефлексы, угашение их с последующим восстановлением, затем производили разрушение ЭЯ; у II группы условные рефлексы и угашение вырабатывали после предварительного разрушения ЭЯ; у животных III группы производили ложную операцию, т.е. все манипуляции, связанные с электролитическим разрушением ЭЯ (наркоз, просверливание отверстия в черепе, введение электрода), без пропускания тока через электрод. Электролитическое разрушение ЭЯ производили стереотаксически по координатам Атласа мозга кошки Айжмон-Марсана ($F_r = 12.5$; $L = 6$; $H = 3$) [11]. Для разрушения ЭЯ применяли электрический ток напряжением 3 - 4 мА, в течение 30 - 40 сек.

По завершении опытов кошек забивали, извлеченный мозг подвергали гистологическому анализу.

Результаты и обсуждение. Условные рефлексы с выбором стороны подкрепления у интактных кошек появлялись в среднем на 66 сочетании и закреплялись на 98 сочетании. Латентный период при этом равнялся 1 сек, а время двигательной реакции - $6,8 \pm 1,13$ сек. В течение последующих опытных дней время двигательной реакции достигало $4,98 \pm 0,97$ и $5,48 \pm 1,3$ сек. Каждое среднее значение выводили для последующих 10 опытных дней. Процент правильных ответов при этом составлял $60,5 \pm 2,9$; $73,5 \pm 5,2$; $74 \pm 4,35$. После достижения определенного фона правильной реакции, в течение 2-3 дней, исследовали процессы угашения. Острое - количество неподкреплений после проявления первой отрицательной условной реакции, т.е. в течение 60 сек животное не пересекало границу стартового отсека и не нажимало на педали кормушек. Хроническое угашение - наблюдение за

процессом отрицательного обучения на протяжении определенного времени.

Острое угашение у интактных животных происходило в среднем после $47 \pm 18,9$ неподкреплений. Однако в следующих пробах остроугашенные рефлексы спонтанно восстанавливались. В процессе хронического угашения в течение первых 10 дней процент его составлял в среднем $18,25 \pm 9,78$, а в течение последующих 10 дней - $20,25$.

После восстановления угашенных рефлексов до достижения определенных критериев (ЛП - 1сек, ВДР - 5,8; процент правильных ответов - 75) производили двустороннее повреждение ЭЯ. Наблюдались следующие клинические явления: частичная гиподинамия, афагия, адипсия. В первые послеоперационные дни животные с трудом принимали пищу, приходилось искусственно кормить. Отмечали шаткую походку, приседание на задние лапки, скрученность, повороты головы, сниженную реакцию (после добывания мяса не сразу ее находит). Однако на 7-10 дни после операции эти явления в основном проходили. Этих животных уже брали в опытную камеру.

У послеоперационных животных условные рефлексы были угнетены и не стабильно проявлялись в течение нескольких дней. Наблюдали в среднем 9,25 % выпадения реакции. Латентный период претерпевал мало изменений и составил 1,5 сек в среднем, а время двигательной реакции равнялось $6,8 \pm 1,34$; $5,7 \pm 1,62$ и $6,9 \pm 2,17$ сек. Процент правильных ответов при этом достигал соответственно $59,4 \pm 1,9$; $69,9 \pm 9,4$; $68,3 \pm 6,9$.

В процессе угашения у этой группы животных наблюдали следующие параметры: острое угашение - выявлялось при $32,25 \pm 8,66$ неподкреплений, а в процессе хронического угашения в течение первых 10 дней процент угашения составил 32 и далее достиг 34.

В процессе восстановления угашенной реакции некоторые параметры достигали дооперационного фона. Так, правильные ответы составляли 75 процентов, латентный период - 1сек, однако время двигательной реакции составляло 11,8 сек.

У животных II группы условные рефлексы вырабатывали после предварительного двустороннего повреждения ЭЯ. Они образовывались в среднем на 84 сочетании и закреплялись на 124 сочетании. Процесс обучения у этих животных проходил значительно медленнее. Наблюдения за ними велись на 20-30 дней дольше, чем за интактными. Латентный период при этом равнялся $1,2 \pm 1$ сек, время двигательной реакции составляло $11,47 \pm 1,34$; $12,8 \pm 4,03$; $10,66 \pm 3,3$ сек.

У животных этой группы наблюдалось острое угашение на 34 неподкреплении, а хроническое угашение достигало до $26,5 \pm 8,5$ в среднем.

Как показали опыты, ложнооперированные животные почти не отличались от интактных.

Опыты на кошках показали, что двусторонняя деструкция ЭЯ приводит к общему угнетению животных, нарушению питания, двигательным нарушениям, однако через 10 дней эти явления в основном проходят. Условные рефлексы, выработанные до операции, обнаружили тенденцию к

угнетению и нестабильности в течение первых 10 дней.

В последующие дни рефлекс стабилизировался, однако нарушения правильности выбора стороны, угнетение времени двигательной реакции сохранялись. После дополнительной тренировки эти показатели приближались к дооперационному фону.

На начальном этапе обучения предварительно оперированным кошкам требовалось значительно большее количество проб для получения положительной реакции, чем интактным животным. У животных этой группы страдал процесс выбора стороны подкрепления, они ориентировались на одну из сторон, приходилось искусственно переучивать. Стабильного рефлекса у некоторых животных удалось достичь лишь на 30-40 опытные дни. Увеличилась также скорость выработки условного рефлекса (у интактных - 98 проб, а у предварительно оперированных - 124 пробы).

Как показывают наши исследования, повреждение ЭЯ затрудняет как процесс выработки, так и осуществления условных рефлексов, т.е. нарушается временная связь между памятным следом условного сигнала и будущим результатом (подкреплением).

Опыты с угашением показали, что двусторонняя деструкция ЭЯ способствует быстрому острому угашению и замедлению хронического угашения. Повреждение ЭЯ влечет за собой усиление тормозных процессов,

а следовательно, ослабление следов памяти. Поэтому, как мы предполагаем, острое угашение у животных после повреждения ЭЯ происходит быстрее, чем у интактных кошек, т.е. наблюдается усиление угасательного торможения. Это мы связываем еще и с тем, что в интактном состоянии животные уже подвергались тренировке на угашение. Иначе говоря, предыдущий опыт оказывает свое положительное влияние на процесс появления угашения. Это предположение подтверждается тем, что у предварительно оперированных животных появление угашения происходит медленнее, чем у

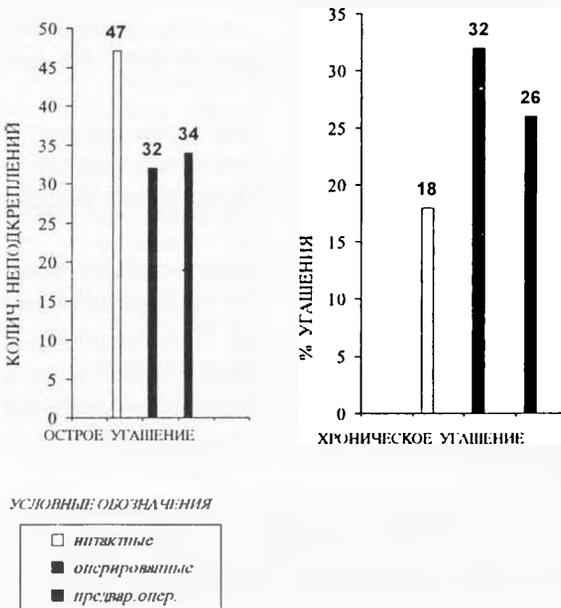


Рис. 1. Влияние двустороннего повреждения энтопедункулярного ядра на процессы острого и хронического угашения.

Цифры обозначают число неподкреплений, предшествующих угашению условного рефлекса.

животных, оперированных после обучения, однако быстрее, чем у интактных (рис. 1).

Что касается процесса хронического угашения, то у оперированных животных он протекает медленнее, чем у интактных. Если рассматривать хроническое угашение как процесс отрицательного обучения, то можно было бы допустить, что после повреждения ЭЯ животным необходимо большее количество неподкрепленных проб для достижения стабильного фона угашения. т.е. наблюдается ослабление процессов хронического угашения.

Данные, полученные на ложнооперированных кошках, свидетельствуют о том, что полученная нами картина отражает специфическую реакцию деструкции ЭЯ и не связана с повреждением мозга (при введении электрода без электрического разрушения).

Сравнение наших данных с результатами опытов по повреждению паллидума выявило, что повреждение истинного паллидума приводит к более длительным и глубоким нарушениям, чем повреждение ЭЯ, что и подтверждает наши предположения о функциональной разнородности энтопедункулярного ядра.

Таким образом, результаты наших опытов позволяют предположить, что ЭЯ у кошек включается в систему, обеспечивающую формирование и осуществление условных пищевых рефлексов, а также участвует в процессах внутреннего торможения.

Наличие проекций энтопедункулярного ядра в такие важные в функциональном отношении таламические ядра, как медиальный центр, вентро-латеральное ядро, передне-вентральное ядро, и в другие подкорковые ядра является предпосылкой для лучшего понимания его роли в процессах программирования целенаправленного поведения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беленков Н.Ю. Принципы целостности в деятельности мозга. 311, М., 1980.
2. Гарибян А.А. Роль глубинных структур мозга в механизмах целенаправленного поведения. 104, Ереван, 1984.
3. Гамбарян Л.С., Казарян Г.М., Гарибян А.А. Амигдала, 160, Ереван, 1981.
4. Карамян А.И. Эволюция конечного мозга позвоночных. 253, Л., 1976.
5. Коваль И.Н., Саркисов Г.Т., Гамбарян Л.С. Септо-гиппокампальная система и организация поведения. 127, Ереван, 1986.
6. Кукуев Л.А. Структура двигательного анализатора. 264, Л., 1968.
7. Мадатова И.Р., Казарян Л.Г., Гамбарян Л.С. Красное ядро и поведение. Ереван, 1986.
8. Павлов И.П. Полн. собр. трудов. 3, 605, М.- Л., 1949.
9. Саркисян Ж.С., Гамбарян Л.С. Паллидум. 137, Ереван, 1984.
10. Саркисян Ж.С. Биолог. журн. Армении, 37, 12, 1984.
11. Jasper H., Ajmone-Marsan C. A stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat. Ottawa, 1954.

Поступила 19.11.1996