

## ОБ УЧАСТИИ ГИППОКАМПА В МЕХАНИЗМАХ ОБУЧЕНИЯ

И.Н. КОВАЛЬ, В.А. ТУМАНЯН

*Институт зоологии НАН Армении, 375014, Ереван*

Обсуждается участие гиппокампа в процессах, требующих сличения параметров действующего сигнала с таковыми, хранящимися в долгосрочной памяти. Используются данные, полученные в разных методических условиях. Общим для всех методик был момент выбора места подкрепления, гомом к которому является условный сигнал.

Ըննարկվում է հիպոկամպի մասնակցությունն այն գործընթացներում, երբ անհրաժեշտ է համեմատել զորժող ազդանշանի չափանիշներն երկարաժամկետ հիշողության մեջ պահպանվող չափանիշների հետ: Այդ նպատակով օգտագործվում են տարբեր պայմանական ռեֆլեքսներ մշակելու մեթոդներ: Բոլոր մեթոդների համար ընդհանուր օգակ էր հանդիսանում սննդային ամրապնդման տեղի ընտրությունը, որը հնարավոր էր միայն մի քանի ազդանշաններից պայմանական ազդանշանը ճիշտ ընտրելու դեպքում:

Participation of the hippocampus in the processes when is important to compare acting signal's parameters with those in storage of long-term memory is discussed. The experimental data were received in the different conditions. Common link for all used methods was the choice of the reward placement and conditional signal has been a guide for it

*Гиппокамп - септум - обучение - долгосрочная и оперативная память*

В нейрофизиологической литературе, посвященной высшей нервной деятельности (ВНД) животных, значительное место занимает исследование деятельности гиппокампа в этих процессах. Без преувеличения можно сказать, сколько исследователей, столько и точек зрения на функциональное предназначение гиппокампа. Этой структуре отводится ведущая роль в механизмах эмоций [12], мотиваций [7], ориентировочного поведения [4], распознавания новизны сигнала [2], эпилепсии [7], тревожных состояний [11]. Список научных гипотез можно продолжить. Но мы хотим коротко остановиться на том, что объединяет большинство исследователей, занимающихся вопросом физиологии гиппокампа - его участия в обучении и памяти.

В ранних работах [3] мы исследовали влияние повреждения гиппокампа на условно-рефлекторное обучение и дифференцировку к нему. Было показано, что в условиях предложенного кошкам выбора на звуковые сигналы одной из двух кормушек электролитическое разрушение гиппокампа приводит

к угнетению закрепленного рефлекса (резко возрастал латентный период реакции, на 25-30%, снижалась правильная оценка сигнального значения условного раздражителя, растормаживалась дифференцировка). У кошек же, у которых условно-рефлекторное обучение начиналось после разрушения гиппокампа, число ошибок в выборе стороны подкрепления (неправильное распознавание условного раздражителя) достигало 46-56%, т.е. правильная реакция осуществлялась на случайном уровне. Многомесячная тренировка не вносила существенных изменений в этот процесс, хотя сама двигательная реакция (нажим на педаль) четко осуществлялась. Мы пришли к заключению, что гиппокамп (совместно с другими палеокортикальными структурами) принимает специфическое участие в интегративной деятельности мозга. Поскольку гиппокампальные кошки на положительные условные сигналы нажимали на педаль, связь между пусковым сигналом и приобретенной моторной реакцией сохранялась - эта форма памяти (проявление поведенческого автоматизма) не страдала. Резко нарушенной оказалась способность кошки оценивать значение звуковых сигналов в отношении их связи с левой или правой кормушкой. Условные сигналы подавались в случайном порядке, поэтому животное всякий раз должно было заново оценивать сигнальное значение звука. Только в этом случае его поведение становилось целесообразным, адекватным ситуации. Оценка поступающей извне информации возможна только при сравнении со следами той же информации, зафиксированной в аппарате памяти в результате прошлого опыта.

В дальнейшем была предпринята попытка экспериментально подтвердить этот тезис на других животных и в других методических условиях с выбором места подкрепления [5]. Опыты проводились на крысах на зрительные раздражители в коридорах. На первом этапе обучения крыса должна была для получения пищевого подкрепления добежать до конца коридора, последовательно открывая три шторки, на каждой из которых была изображена геометрическая фигура (треугольник, крест, квадрат). Подкрепление находилось за шторкой с квадратом. После такого тренинга приступали ко второму этапу - обстановка изменялась таким образом, что все три сигнала крыса могла видеть одновременно. Неизменным оставалось только то, что пищевое подкрепление находилось за шторкой с квадратом. Интактные животные быстро достигали критерия обучения - правильно выбирали "подкрепляемую" шторку в десяти последовательных пробах. Крысы с поврежденным гиппокампом проявили значительные нарушения способности оптимально реагировать с первой же пробы. Так, если интактные крысы в первой пробе правильно выбирали подкрепляемый сигнал (прямоугольник) почти в 90% проб, то у оперированных животных этот показатель не превышал 40%. По мере повторения проб с выбором этапных

раздражителей все животные контрольной группы достигали уровня оптимального реагирования (100%) примерно через 3 дня (26.9 проб), оперированные же крысы не смогли подняться выше уровня 40% даже к десятому дню. Таким образом, у оперированных крыс (так же, как в прежних опытах у кошек) страдал процесс оценки наличного сигнала, сравнения его с соответствующей уже приобретенной в результате предыдущего обучения информацией. При этом сохранялся моторный компонент условно-рефлекторной реакции - преодоление шторки для получения пищевого подкрепления.

Продолжая исследования в том же направлении, мы естественно ушли существующие в литературе сведения о том, что гиппокамп осуществляет свои функции в тесном взаимодействии со структурами, объединенными с ним в одну систему [2]. Ближайшим релейным звеном между гиппокампом и другими областями мозга является септум. В последующей серии экспериментов мы сравнили результаты повреждения гиппокампа и септума у крыс в условиях, когда для приобретения нового навыка нужно было использовать предыдущий опыт [5]. На первом этапе выработки рефлекса крыс обучали преодолевать препятствия в виде шторки с изображенным на ней треугольником, чтобы получить пищевое подкрепление. После того как они сравнительно быстро усваивали этот навык, их перемещали в новую ситуацию: необходимо было выбрать один из двух коридоров, в конце которого было пищевое подкрепление. Этот коридор был завешен шторкой с изображением креста и треугольника, сигнально значимым для крысы в этой комбинации был треугольник. Другой, неподкрепляемый коридор, отделялся от распределителя шторкой с изображением кружка и треугольника. В течение одного опытного дня шторки перевешивались с одного коридора на другой в случайном порядке. Следовательно, для получения подкрепления крысе в каждой пробе необходимо было выбирать знакомый по предыдущему опыту сигнал (треугольник) и извлекать из памяти эту значимую энграмму [8].

У животных с разрушенным гиппокампом на первом этапе скорость обучения такая же, как у интактных. Септальные крысы на первом этапе обучались медленнее. На втором этапе обучения наблюдалась разница в выборе адекватного раздражителя. Даже у интактных животных правильный выбор составлял 77.5%, очевидно, эта задача (выбор шторки с положительным раздражителем) является для них достаточно сложной. У крыс же с разрушенным гиппокампом этот показатель составлял 51.3%, а у септальных - 62.7%. Таким образом, разрушение гиппокампа и септума значительно затрудняет выработку навыка с использованием предыдущего опыта. Необходимо отметить, что разрушение этих структур заметно влияет на уже имеющийся навык - правильный выбор после разрушения гиппокампа снижался до 60.4%, а после разрушения перегородки до 72.3%. В целом,

изложенные факты свидетельствуют о том, что у оперированных животных нарушается способность к формированию целенаправленного поведения в новых ситуациях на основе ранее приобретенного опыта.

Говоря об участии гиппокампа в механизмах памяти, мы должны иметь в виду два аспекта этого процесса. Во-первых, его участие в организации специальных форм краткосрочной памяти, т.е. участие в процессе предварительной обработки сигнала для фиксации значимой для организма сенсорной информации в долгосрочной памяти [2, 10]. Во-вторых, аппарат памяти обеспечивает процессы извлечения прошлого опыта из хранилищ памяти [1, 8].

Очевидно, невозможно представить краткосрочную и долгосрочную память изолированными друг от друга в процессе обучения. Мы только можем с большой долей вероятности утверждать, что в динамическом взаимодействии разных форм памяти на разных этапах обучения их удельное участие различно. Подтверждением этого тезиса являются данные, полученные при регистрации нейронной активности в гиппокампе и височной коре на разных этапах условно-рефлекторного оборонительного поведения у кролика [9]. Так, при анализе частотограмм одновременно зарегистрированных нейронов гиппокампа и височной коры было обнаружено, что в начале формирования оборонительного рефлекса наблюдается активация обеих структур на звук (условный раздражитель), однако активация нейронов гиппокампа выражена относительно сильнее. При упрочении вырабатываемой реакции в гиппокампе при действии звукового сигнала формируется максимум нейронной активности, на этом же этапе в височной коре паттерн импульсных разрядов приближается к таковому гиппокампальных разрядов. После стабилизации и автоматизации выработанной реакции сходство в рисунке импульсных потоков гиппокампальных и корковых клеток становилось еще более выраженным, а периоды их максимальной активности совпадали во времени. Помимо анализа электрофизиологических показателей, были проанализированы информационные показатели (энтропия, пропускная способность, избыточность, мера надежности). Оказалось, что особенно выраженные изменения этих показателей импульсной активности нейронов гиппокампа наблюдались на этапе упрочения двигательных реакций. Таким образом, можно допустить, конечно, с большой осторожностью, что нейроны гиппокампа участвуют на ранних этапах выработки условного рефлекса в механизме ориентировочно-исследовательской деятельности животного, оценке новой афферентации (от обстановки, условного сигнала) с учетом имеющегося у него опыта. А на поздних - преобладают процессы перехода нового опыта в долгосрочную память. Уместно напомнить в этой связи, что многие авторы считают височную кору хранилищем следов памяти [6, 13].

Обобщая вышесказанный материал, мы видим, что во всех

экспериментах подопытные животные стояли перед выбором из нескольких сигналов единственного, который является ключевым для достижения положительного результата (пищевое подкрепление). В каждой опытной пробе кошка или крыса должны были сравнивать информационные параметры наличного сигнала с таковыми энграмм, хранящихся в долгосрочной памяти. При повреждении гиппокампа или септума становится невозможным оптимальное функционирование этого механизма оперативной памяти.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Анохин П.К. Успехи физиологических наук, 2, 3-26, 1974.
2. Виноградова О.С. Гиппокамп и память. "Наука", М., 1975.
3. Гамбарян Л.С., Коваль И.Н. Гиппокамп. Ереван, Изд-во АН Арм. ССР, 1973.
4. Граштыян Е., Кармош Г., Андян Л., Верецкеи Л. Структура и функции архипалеокортекса. V Гагрские беседы. "Наука", М., 159-180, 1968.
5. Коваль И.Н., Саркисов Г.Т., Гамбарян Л.С. Септогиппокампульная система и организация поведения. Ереван, Изд-во АН Арм ССР, 1986.
6. Пенфильд В., Джаспер Эпилепсия и функциональная анатомия головного мозга человека. ИЛ, М., 1958.
7. Прибрам К. К теории физиологической психологии, 2, 133-156, 1961.
8. Судаков В.К. Журн. высш. нервн. деят. 4, 694-704, 1976.
9. Туманян В.А. Активность нейронов гиппокампа и височной коры в процессе обучения, Ереван, Изд-во АН Арм ССР, 1988.
10. Gaffan D. Neuropsychol., 10, 324-331, 1972.
11. Gray U. A. Brain Sci., 5, 469-534, 1982.
12. Maclean P. Arch. neurol. psychiatr., 2, 130-134, 1955.
13. Milner B. Visual recognition and recall after right temporal excision. The Brain a. Human behav. N-U, 253-257, 1966.

Поступила 04.X.2005