



•Փորձարարական և տեսական հոդվածներ• *Экспериментальные и теоретические статьи*  
•*Experimental and theoretical articles*•

Биолог. журн. Армении, 3 (67), 2015

## ОСОБЕННОСТИ УЧАСТИЯ И ХАРАКТЕР ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ГИППОКАМПА И ВИСОЧНОЙ КОРЫ В ПРОЦЕССЕ ФОРМИРОВАНИЯ У ЖИВОТНОГО НОВОГО НАВЫКА

В.А. ТУМАНЯН, И.Н. КОВАЛЬ

*Научный центр зоологии и гидроэкологии АН РА  
Лаборатория физиологии поведения животных  
lilika@yahoo.com*

На основе ряда показателей активности гиппокампальных и корковых клеток головного мозга кролика и характера их взаимоотношений в процессе выработки и закрепления у животного условной реакции избегания формируется представление о функциональном взаимодействии и особенностях участия этих образований мозга в организации адаптивного поведения.

*Условнорефлекторное обучение – импульсная активность нейрона –  
височно-гиппокампальные взаимоотношения – информация*

Ճագարի գլխուղեղի հիպոկամպի և կեղևի բջիջների մի շարք ցուցանիշների, ինչպես նաև կենդանու մոտ պայմանական ռեֆլեքսի մշակման և ամրացման պրոցեսում դրանց փոխհարաբերությունների բնույթի հիման վրա ձևավորվում է պատկերացում գլխուղեղի այդ կառուցվածքների ֆունկցիոնալ փոխազդեցության և հարմարվողականության վարքի մեջ դրանց յուրահատուկ մասնակցության մասին:

*Պայմանական ռեֆլեքսային ուսուցում – նեյրոնի ազդակային ակտիվություն – քունքա-  
հիպոկամպային փոխհարաբերություն – տեղեկատվություն*

Based on the range of indexes of activity of hippocampus and cortical cells of rabbit's head brain, registered extra-cellular, activity and their relation during its learning process of a new habit, a conception has formulated for the explanation of interaction and the particularities of the participation of these brain structures in the forming of the adaptive behavior.

*Conditioning – neuronal activity – hippocampus and temporal interrelation – information*

Проблема формирования целенаправленной деятельности живых организмов и изучение закономерностей, лежащих в основе функционирования тех механизмов, которые обеспечивают эти процессы адаптивного поведения, остается одной из актуальных в физиологии и нейрофизиологии поведения. Результаты исследований, посвященные этой проблеме, позволили получить сведения как о свойствах и функциях самих клеток, так и о роли отдельных структур в приспособительной деятельности организма. [2, 3, 5, 7, 9]. Вместе с тем, любую поведенческую деятельность следует рассматривать как динамически развертывающуюся последовательность определенных взаимоотношений структурных образований мозга, направленную на достижение приспособительного результата [1, 4]. Поэтому возникает необходимость сочетания общего системного подхода к анализу целенаправленного поведения и деятельности отдельных нейронов (включая и информа

ционные показатели) и сравнения этих данных при организации новых форм поведения.

**Материал и методика.** Исследования были проведены на ненаркотизированных кроликах в условиях хронического опыта. Импульсная активность, ее особенности и нейрональные перестройки дорсального гиппокампа и височной коры изучались у животных до и на отдельных этапах формирования и осуществления избегательной реакции, определяемой степенью проявляемости вырабатываемой реакции. Это был начальный этап научения (21%), упрочения (58%) и стабилизации (90%), который наступал после 100 и более сочетаний. Одновременно регистрировалась внеклеточная импульсная активность двух нейронов или одной структуры, или же по одному нейрону каждой структуры мозга.

Для выяснения взаимных влияний гиппокампа и височной коры в процессе приобретения животным нового навыка исследовались параметры клеточной активности и вызванного потенциала каждой из этих структур на стимуляцию другой. Электрические раздражения наносились от стимулятора ИГ-6 через биполярные нихромовые электроды.

Для обработки и анализа полученных данных были использованы общепринятые методы статистической оценки импульсной активности как одиночных, так и пар нейронов [1, 6].

На основе анализа межимпульсных интервалов были определены некоторые информационные показатели нейронов, такие как количество информации, мера надежности передачи информации, избыточность и пропускная способность нервных клеток [10-12].

**Результаты и обсуждение.** Анализ пространственных, временных и информационных показателей гиппокампальных клеток в фоне до выработки поведенческого навыка и сравнения ее с активностью нейронов височной коры в процессе формирования навыков, выявил ряд особенностей, свидетельствующих о различных свойствах функциональной деятельности этих структур.

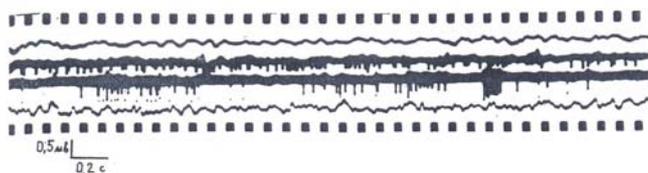


Рис. 1. Одновременная регистрация импульсной и медленной активности в височной коре и гиппокампе

Такие показатели импульсации нейронов гиппокампа, как высокая средняя частота, пачечно-групповая структура разрядов при незначимых коэффициентах корреляции, затухающий вид автокоррелограмм, распределение межимпульсных интервалов, а также сравнительно высокая энтропия и информационная избыточность нейронного канала связи отражают многофакторность условий фоновой активности, малую ее упорядоченность, связанную с огромным количеством одновременных входных влияний и слабую степень линейной связи их импульсных потоков (табл. 1, 2).

**Таблица 1.** Сопоставление статистических характеристик фоновой активности нейронов височной коры с гиппокампальными (n=50)

Статистические параметры	Типы импульсации			
	Височная кора		Гиппокамп	
	Непрерывно-аритмичный	Пачечно-групповой	Непрерывно-аритмичный	Пачечно-групповой
□	7,7 ± 0,41	6,1 ± 0,36	35,5 ± 3,3	28,2 ± 3,1
□	2,92	2,55	23,43	22,01
Cv	39,0	41,3	65,9	78,0
Достоверность различий	t = 2,87 P < 0,01		F = 1,72 P < 0,01	
	t = 8,4 P < 0,001			
			t = 7,87 P < 0,001	

**Таблица 2.** Сопоставление информационных показателей импульсных потоков фоновой активности нейронов височной коры (n=40) и гиппокампа (n=60)

Информационные показатели	Височная кора		Гиппокамп	
	Непрерывно-аритмичный	Пачечно-групповой	Непрерывно-аритмичный	Пачечно-групповой
Энтропия	2,95 ± 0,06	3,0 ± 0,12	3,50 ± 0,15	3,45 ± 0,08
Избыточность	0,48 ± 0,06	0,42 ± 0,08	0,61 ± 0,01	0,44 ± 0,12
Пропускная способность	2,06 ± 0,07	2,30 ± 0,11	1,31 ± 0,04	1,12 ± 0,04
Мера надежности	2,03 ± 0,09	2,15 ± 0,10	2,31 ± 0,06	2,70 ± 0,08

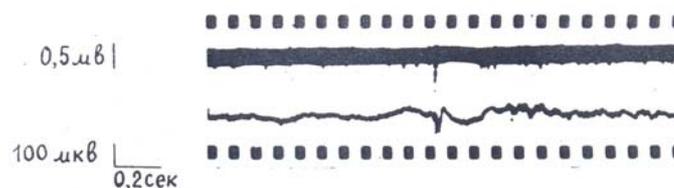
Так как частота импульсации отражает степень возбуждения нервной клетки, то более высокая частота разрядов гиппокампальных клеток по сравнению с корковыми, а, следовательно, высокий уровень возбудимости, по-видимому, может свидетельствовать об активирующем влиянии гиппокампа на деятельность других мозговых систем.

Что касается информационных показателей, то применительно к импульсному потоку нейронной активности они оправдали себя как отражающие степень его упорядоченности [10].

Определенные основания для суждения о характере корково-гиппокампальных отношений дали эксперименты при изучении их взаимодействия по показателям ответных реакций гиппокампа на стимуляцию коры и височной коры на стимуляцию гиппокампа в процессе формирования и упрочения функциональной системы оборонительного поведения (рис.1, 2). При этом показатели латентных периодов импульсных ответов и вызванного потенциала, количество реагирующих клеток, процент проявляемости ответов, продолжительность положительной и отрицательной волн и др. показатели, которые представлены в табл. 3, 4, 5, 6, обнаружили закономерную динамику их отношений в височной коре и гиппокампе.

Об изменении функциональных связей между гиппокампом и височной корой свидетельствуют также результаты изучения коэффициента корреляции (к.к.) импульсных последовательностей нейронов изучаемых образований мозга.

На начальных этапах научения наблюдалось небольшое увеличение к.к. (0,26±0,06), которое нарастало и своего максимума достигало на стадии стабилизации вырабатываемой реакции (0,49±0,10).



**Рис. 2.** Ответ височной коры на раздражение гиппокампа после 110 сочетаний. На верхнем канале импульсная активность, на нижнем – вызванный ответ.

Исходя из наблюдаемой динамики отношений реакции коры на стимуляцию гиппокампа и реакции гиппокампа на стимуляцию коры, можно заключить, что в зависимости от степени стабилизации оборонительной реакции или по мере ее совершенствования происходит смена сравнительной роли гиппокампа и височной коры в этом процессе (табл. 3, 4, 5, 6).

Так, на начальных стадиях выработки условно-избегательного навыка проявляется особо важная роль гиппокампа, влияние которого на височную кору по показателям нейронных реакций и вызванного потенциала достигает на этой стадии максимума.

**Таблица 3.** Характеристика нейронов височной коры на стимуляцию гиппокампа (n=24)

Этапы условно-оборонительной реакции	Среднее значение латентного периода, мс	Вариабельность латентного периода	Проявляемость ответа клетки, %
Исходное состояние	21,2 ± 0,4	52,6	48
1-30 сочетаний	13,0 ± 0,5	32,7	62
31-100 сочетаний	17,5 ± 0,4	40,5	52
101 и более сочетаний	15,7 ± 0,6	36,5	56

**Таблица 4.** Нейронные ответы гиппокампа на стимуляцию височной коры в динамике выработки условной оборонительной реакции

Этапы выработки оборонительной реакции	Общее колич. исслед. клеток	Возбуждение		Торможение		Не реагируют	
		число клеток	%	число клеток	%	число клеток	%
Исходное состояние	126	26	20,6	30	23,8	63	55,6
1-30 сочетаний	99	24	24,3	30	30,3	45	45,4
31-100 сочетаний	102	28	27,4	22	21,7	52	50,9
101 и более сочетаний	93	39	41,9	24	25,9	30	32,2

**Таблица 5.** Характеристика нейронов гиппокампа на стимуляцию височной коры (n=24)

Этапы выработки оборонительной реакции	Среднее значение латентного периода, мс	Вариабельность латентного периода	Проявляемость ответа клетки, %
Исходное состояние	18,6 ± 0,6	42,3	44
1-30 сочетаний	16,0 ± 0,5	54,7	49
31-100 сочетаний	13,0 ± 0,3	47,5	51
101 и более сочетаний	10,8 ± 0,2	36,8	64

**Таблица 6.** Характеристика вызванного потенциала (фокальная регистрация) височной коры в ответ на стимуляцию гиппокампа (n=35)

Этапы выработки оборонительной реакции	Латентный период положительной волны, мс	Латентный период отрицательной волны, мс	Продолжительность положительной волны, мс	Продолжительность отрицательной волны, мс
Исходное состояние	19,7 ± 1,8	32,3 ± 4,1	21,1 ± 1,2	44,1 ± 2,9
1-30 сочетаний	10,1 ± 0,4	31,3 ± 1,8	11,5 ± 0,6	36,1 ± 1,8
31-100 сочетаний	16,1 ± 1,7	38,1 ± 2,3	18,0 ± 1,6	42,3 ± 3,3
101 и более сочетаний	15,3 ± 1,5	40,2 ± 3,1	16,0 ± 1,2	40,3 ± 2,7

При достижении стадии стабилизации избежательной реакции отношения этих структур резко меняются. Показатели влияния гиппокампа на височную кору, до того нарастающие, теперь идут на убыль. Наоборот, на первый план выступают показатели влияния височной коры на дорсальный гиппокамп.

Физиологическое значение перемены этих взаимовлияний исследуемых областей мозга заключается, по-видимому, в том что в начале обучения, когда вероятность болевого подкрепления для животного остается неопределенной или проблематичной, гиппокамп, являясь образованием, в котором происходит слияние мотивационных и информационных потоков возбуждения, обеспечивает реакции на сигналы с низкой вероятностью их подкрепления [8], реализуя эмоциональное состояние. При этом он активизирует височную кору, помогая формированию времен

ных связей и перестраивая их в направлении наибольшего приближения к достижению приспособительного результата. В этом и заключается его особо важная роль на ранних стадиях формирования оборонительного навыка.

Кроме того, при первых сочетаниях условного и безусловного раздражений в височной коре возникает потребность в обработке увеличивающегося объема информации (возбуждений). При увеличении потока поступающей информации способность корковых механизмов по ее обработке повышается или улучшается за счет включения дополнительных звеньев с более высокой адаптивностью. Таким звеном в системе управления целесообразным поведением, в котором может производиться оценка достигнутого результата деятельности в данных условиях, по-видимому, является гиппокамп. Гиппокампальный уровень может оказывать влияние на ход выработки навыка, его выраженность и т.д., то есть координировать работу коры. В этих условиях гиппокамп осуществляет смену информационной деятельности коры. В последующем, когда вырабатываемый навык стабилизирован и временные связи сформированы, начинает преобладать влияние височной коры на гиппокамп, в результате чего информация о сложившейся системе временных связей поступает из коры в гиппокамп, что, по-видимому, отражает ее возрастающее значение в регуляции информационной деятельности гиппокампа и является одним из условий его участия в механизмах памяти.

Таким образом, мысль о том, что условнорефлекторная деятельность, являясь целостной реакцией организма, приспособленной к быстро изменяющимся условиям среды, требует как динамического, так и жесткого взаимодействия различных структур мозга, связанных между собой морфологически и функционально [4, 5], находит свое подтверждение в предложенной схеме участия и возможном механизме взаимодействия структур височной коры и гиппокампа в процессе выработки поведенческого навыка.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Анохин П.К.* Системный анализ условного рефлекса. Журн. ВНД, 23, вып. 2. с. 229-247, 1973.
2. *Асратян Э.А.* Очерки по физиологии условных рефлексов М. Наука. 326 с., 1983.
3. *Бехтерева Н.П., Гоголицин Ю.А., Кропотков Ю.Д., Медведев С.В.* Нейрофизиологические механизмы мышления Л., Наука. 272с., 1985.
4. *Бехтерева Н.П.* Здоровый и больной мозг человека. Л. Наука. 280 с., 1980.
5. *Коган А.Б.* Функциональная организация нейронных механизмов. Л. Медицина, 224с., 1979.
6. *Мецгерский Р.М.* Анализ нейронной активности. М. Наука. 222с., 1972.
7. *Саркисов Г.Т.* Субкортикальные механизмы научения и памяти в аспектах эволюционных преобразований мозга. Ереван, Гитутюн, 242 с., 2007.
8. *Симонов П.В.* Мозговые механизмы эмоций. Журн. ВНД. 47, вып. 2, с. 320-328, 1997.

9. *Туманян В.А., Коваль И.Н.* Взаимодействие филогенетически различных образований головного мозга при формировании условного рефлекса. Биолог. журн. Армении, 35, 4, с. 331-334, 2003.
10. *Чораян О.Г.* Информационные процессы в нервной системе. Ростов/Дон. Из-во РГУ, 150с., 1981.
11. *Шеннон К.Е.* Работы по теории информации и кибернетике. М., ИЛ. 110 с., 1963.
12. *Stain В.В.* The information capacity of nerve cells using a prequence codi. Biophys. J. 6, 6. p. 797-815, 1967.

*Поступила 08.07.2014*