

57  
А-71



Биологический факультет

На правах рукописи

НИКОЛЬСКАЯ КИРА АЛЕКСЕЕВНА

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ФОРМИРОВАНИЯ ЦЕПНОГО ЗАМКНУТОГО  
УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА У КРОЛИКОВ И РОЛИ МАМИЛЛЯРНЫХ  
ТЕЛ В ЭТОМ ПРОЦЕССЕ

(Специальность - физиология человека и животных 030013)

Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени кандидата  
биологических наук

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА • 1973



Работа выполнена на кафедре физиологии высшей нервной деятельности Биологического факультета МГУ (Зав.кафедрой — член-корр. АН СССР Л.Г.ВОРОНИН)

Научный руководитель:  
член — корреспондент АН СССР, доктор биологических наук,  
профессор Л.Г. ВОРОНИН

Официальные оппоненты:  
доктор медицинских наук П.В.Симонов  
кандидат биологических наук Т.П. Семенова

Ведущее научно-исследовательское учреждение — 2-ой Медицинский Московский Государственный институт им. Н.И. Пирогова  
Мин. здравоохран. РСФСР

Автореферат разослан "\_\_\_" \_\_\_\_\_ 197\_\_ г.  
Защита диссертации состоится "\_\_\_" \_\_\_\_\_ 197\_\_ г. в \_\_\_ час.  
на заседании секционного Совета по зоологии физиолого-биохимического отделения (Москва, Ленинские горы, МГУ, Биологический ф-т)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке.

Ученый секретарь совета

Г.В. Сумаруков

57 591.1  
А71

I

Исходя из представлений И.М. Сеченова о том, "что главное проявление высшей нервной деятельности животного, т.е. его видимая реакция на внешний мир, есть движение", И.П. Павловым и его последователями было положено начало изучению механизмов двигательной активности, структурно-функциональных основ этой деятельности, особенно ее нервной интеграции (Фурсиков, 1926; Подкопаев и Нарбутович, 1926; Асратян с сотр., 1934; Анохин с сотр., 1949; Воронин с сотр., 1949 и др.). В последующие годы многими научными коллективами был накоплен большой фактический материал о том, что, независимо от степени сложности вырабатываемого двигательного навыка, природа формирующихся временных связей остается условнорефлекторной. Но в отличие от секреторного условного рефлекса выработка даже самого элементарного движения требует более сложного аналитико-синтетического процесса (Воронин, 1948, 1952; Орбели, 1955; Купалов, 1955).

Онто- и филогенетическими исследованиями (Ширкова, 1951, 1965; Фирсов, 1955; Тагиев, 1957, 1958; Счастный, 1965 и др.) была выявлена прямая зависимость уровня аналитико-синтетической деятельности животных от степени развитости ЦНС, выраженности, силы и вида тормозного процесса. В связи с этим встает вопрос об основных закономерностях формирования цепей движений у разных видов животных как основы сложных форм поведения.

В ряде работ (Протопопов, 1935; Воронин, 1948; Норкина, 1951) обращалось большое внимание на методическую сторону дела: приемы и порядок выработки двигательного условного рефлекса. Необходимость дальнейшего изучения этих вопросов обусловлена тем, что, во-первых, степень сложности рефлекса, вырабатываемого у животного, есть своеобразная мера его уровня аналитико-синте-

1-2346





тической деятельности и, во-вторых, использование различных приемов обучения, по-видимому, должно находить свое отражение в архитектуре образующихся временных связей. Однако вопрос о закономерностях формирования временных связей и их приуроченность к структурам мозга далеко не решен, что в значительной степени затрудняет понимание результатов, полученных при различных воздействиях на мозг.

В качестве предмета исследования нами были взяты мамиллярные тела (п.ММ), которые по мнению большинства авторов, высказанному в клинической литературе, причастны к нарушениям памяти (Барбизе, 1936; Абрамович и Захарова, 1961; Витти, 1962; Попова и Латаш, 1966 и др.). Вместе с тем, число экспериментальных работ, посвященных изучению роли п.ММ в процессах памяти, ограничено, а полученные факты крайне противоречивы. Так, в ряде работ показано, что после удаления п.ММ нарушается только оборонительное поведение — реакция избегания (Крикхауз с соавт., 1963—1968; Эллен и Поуэл, 1963; Плакхиас и Катков, 1972; Федорович, 1972). Другими же авторами получены прямо противоположные результаты — нарушение пищедобывательного условного рефлекса при сохранности оборонительного (Каада и Рассмунсен, 1961; Кардо, 1961; Томпсон и Хавкинс, 1961; Томпсон, 1964). Наряду с этим имеются работы, в которых после повреждения п.ММ не обнаружено изменений ни в условнорефлекторной, ни в эмоциональных сферах (Аккерт и Энди, 1955; Вуд и Ирвин, 1966; Ким, Чанг и Чи, 1967 и др.).

В связи с противоречивостью литературных данных, мы задались целью исследовать роль п.ММ в формировании и сохранении сложных пищедобывательных реакций в виде трехзвенного цепного условного рефлекса.

## МЕТОДИКА

У интактных кроликов выработывался следующий цепной условный рефлекс: при помещении в камеру животное произвольно подходит к полке, нажимает на неё (головой или лапами), вызывая этим включение условного сигнала — света (100 лк), затем кролик подходит к кольцу, дергает его, после чего у кормушки получает пищу. После обучения двигательный навык состоял из таких движений: после съедания корма кролик разворачивался справа ( $X_4'$ ) или слева ( $X_4''$ ) от кормушки, подходил к полке и нажимал на неё ( $X_5$ ). При включении света животное разворачивалось справа ( $X_6'$ ) или слева ( $X_6''$ ) от полки и направлялось в зону кольца-кормушки. Перед тем как дернуть кольцо ( $X_3$ ), кролик мог сразу подойти к кольцу ( $X_2$ ) или предварительно заглянуть в кормушку ( $X_1^0$ ). После дергания кольца животное подбегало к кормушке ( $X_1$ ) и получало подкрепление (П). Вся последовательность движений можно изобразить следующим образом:

$$X_4' \vee X_4'' \rightarrow X_5 \rightarrow X_6' \vee X_6'' \rightarrow X_2 \vee X_1^0 \rightarrow X_3 \rightarrow X_1 \rightarrow \text{П}$$

Так как три движения при совершении рефлекса имели альтернативное решение, количество равнозначных двигательных последовательностей, приводящих к подкреплению, было  $2^3$ . При каждом выполнении условного рефлекса мы проводили регистрацию всех движений кролика и определяли частоту их появления за один опыт. В течение всех экспериментов измеряли: латентный период в секундах от момента нажатия на полку до воздействия на кольцо и условнорефлекторную двигательную активность (число нажатий на полку за 5 мин. из 15 опытных).

Мамиллярные тела ( $У = 3,7$  ма  $t = 60$  сек.) разрушали



как до, так и после выработки рефлекса разной степени прочности (140, 250 и 500 сочетаний). Координаты повреждения определяли по атласу Соiera (1954). Кроликов в опыт брали через 2-3 дня после операции.

У всех животных исследовались различные формы торможения:

1. Внешнее торможение вызывалось предъявлением постороннего раздражителя (стук по камере, звук метронома, шуршание бумагой) либо во время нажатия на полку, либо за 5-7 сек. до этого. При этом регистрировали время двигательной задержки и латентные периоды рефлекса в течение 5 мин. после действия постороннего раздражителя.

2. Выработка дифференцировочного торможения осуществлялась следующим образом: при очередном нажатии на полку вместо положительного условного сигнала - света (100 лк) включали тормозный (60 лк) и кролик должен был повторно нажать на полку, чтобы включился свет 100 лк или в течение 30 сек. мог не реагировать на кольцо. Дифференцировочный раздражитель подавался в вероятностном порядке 6 раз за опыт, положительный - 22-24 раза. Каждому животному в течение всего периода исследования предъявляли 84-90 тормозных сигналов.

3. Угасательное торможение. Ежедневно в течение 30 мин. угасалась вся цепь условного рефлекса, условный сигнал не предъявлялся. Рефлекс считался угашенным, если число рефлекторных движений не превышало 10% от общего числа условных реакций, зарегистрированных до развития процесса угашения.

Всего проведено 5 серий экспериментов: 1-я серия - интактная (20 кроликов); 2-я - предварительное разрушение п.ММ (п.ММ-разрушение - 10 кроликов); 3-я - повреждение п.ММ после

упрочения условного рефлекса до 140 сочетаний (п.ММ - 140, 10 кроликов); 4-я - удаление п.ММ после 250 выполнений (п.ММ - 250, 10 кроликов); 5-я - разрушение п.ММ после 500 выполнений условного рефлекса (п.ММ - 500, 8 кроликов).

Полученные данные оценивались по критерию Стьюдента. Морфогистологический контроль проводился по методу Ниссля.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 1. Закономерности формирования цепного условного рефлекса у интактных кроликов

Выработка рефлекса у интактных кроликов заняла II-III опытных дней (140-200 сочетаний), при этом было выделено 6 основных этапов обучения. Формирование временной связи начинали с последнего звена - подхода к кормушке (I-й этап), который провоцировался шорохом (So). После 10-15 сочетаний (2-3 дня) у кроликов образовалась прочная временная связь - побежка к кормушке без предъявления шороха. 2-й этап обучения (20-40 сочетаний, 2 дня) заключался в формировании с помощью запаха пищи движения к кольцу ( $X_2$ ) и его дергания ( $X_3$ ). Присоединение 2-го звена ( $X_2 \rightarrow X_3$ ) к 2му ( $X_1 \rightarrow \Pi$ ) происходило только при наличии "подсказки" - шороха. При его отсутствии или отмене в условиях низкой частоты совершения  $X_1$  сразу после  $X_2 \rightarrow X_3$  ( $R_{X_2 \rightarrow X_1} = 0,1-0,2$ ) у животных очень быстро, в течение 5-7 сочетаний, реакция на кольцо угасала и это в дальнейшем затрудняло обучение.

Так как на 2-ом этапе животное в течение всего опыта находилось в зоне кольца-кормушки, то в начале 3-го этапа включение условного раздражителя - света совпадало с совершением



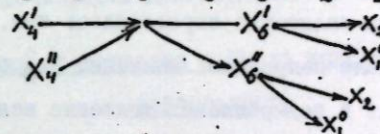
подхода и дергания кольца. Таким образом, формировался одновременный комплекс раздражителей, состоящий из внешнего ( $S_4$ ) и proprioцептивных ( $X_2$  и  $X_3$ ) сигналов. Через 15-20 сочетаний у всех животных появилось незавершенное движение на кольцо ( $X_3^0$ ), которое мы назвали незавершенностью I-го типа. Суть его в том, что в момент включения света кролик вместо кольца сразу подходил к кормушке и начинал совершать колебательные движения между ними. Частота возникновения такой реакции была  $Rx_3^0 = I$  ( $p = 0,001$ ). Как только обнаруживалась реакция  $X_3^0$ , условный раздражитель из одновременного ( $S_4 \cdot X_2$ ) переделывался в последовательный ( $S_4 \rightarrow X_2$ ) и вырабатывали у кроликов рефлекторную реакцию на него (4-й этап). Несмотря на предыдущую выработку, при включении света, когда животные находились вне зоны кольца-кормушки, они не подходили произвольно, без шороха, к кольцу. Если же в дальнейшем "подсказка" - шорох не использовалась, то через 10-20 сочетаний реакция на свет угасала. Через 4 опытных дня при неподкреплении движения к кольцу наступало полное угасание ранее выработанных звеньев.

Через 80-90 сочетаний (4-5 дней) на свет была выработана четкая рефлекторная реакция. В этот период незавершенность не только не угасала, а становилась более выраженной. После снижения числа межсигнальных реакций до I-3 между двумя выполнениями рефлекса начинали формировать последнее звено условного рефлекса - самопроизвольное нажатие животного на полку, приводящего к включению света (5-й этап). Движение к полке ( $X_4$ ) и ее нажатие ( $X_5$ ) провоцировались запахом пищи. Так как вначале на свет после движения  $X_5$  кролики не совершали адекватную реакцию в течение 30 сек, то мы вновь применяли шорох. Последнее звено

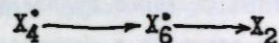
рефлекса окончательно вырабатывалось через 35-40 сочетаний (4-5 дней).

У всех животных в ходе обучения происходило становление двигательного навыка, которое заканчивалось (двигательный стереотип) только на стадии специализации временной связи (6-й этап). При этом полностью угасала незавершенность I-го типа и условный рефлекс выполнялся одной последовательностью движений.

5-й этап:  $X_4' \vee X_4'' \rightarrow X_5 \rightarrow X_6' \vee X_6'' \rightarrow X_2 \vee X_1^0 \rightarrow X_3 \rightarrow X_1 \rightarrow \Pi$



6-й этап:  $X_4^* \rightarrow X_5 \rightarrow X_6 \rightarrow X_2 \rightarrow X_3 \rightarrow X_1 \rightarrow \Pi$



. - одно из альтернативных движений.

Несмотря на то, что к получению пищи могли приводить 8 равнозначных решений (двигательных последовательностей), для 80% кроликов было характерно стремление к концу обучения выполнять рефлекс одним решением. У 20% кроликов не удалось добиться выполнения в виде одного решения, что коррелировало с постоянной или периодически встречающейся незавершенностью. У этих животных условный рефлекс осуществлялся в виде 2, 3 или 4-х решений в течение одного опыта. При этом одна последовательность движений обязательно возникала значительно чаще, с вероятностью строго больше 0,5 ( $p=0,001$ ).

При обработке результатов опытов выяснилось, что частота незавершенности I типа ( $Rx_3^0$ ) стоит в прямой зависимости от характера двигательного навыка. Если условный рефлекс животным



совершался в виде одного решения, то  $Rx_3^0 = 0$ . Если же выполнение включало от 2-х до 4-х решений, то величина  $Rx_3^0$  зависела от частоты появления отдельных движений в последовательности: чем больше была частота отдельного движения, тем реже возникало незавершенное движение, и наоборот. Если двигательный навык был упрочен не до конца ( $Rx_4 \dots x, > 0,6$ ), то, как правило, реакция  $x_3^0$  возникала при любом двигательном решении ( $cRx_3^0$  от 0,08 до 0,4). В наиболее часто встречающейся последовательности ( $Rx_4 \dots x, > 0,5$ ) она полностью определялась тем, какое движение в этом решении было непрочным: величина  $Rx_3^0$  была тем больше, чем ближе стоящее к подкреплению движение менялось при выполнении. И только для такой последовательности движений ( $Rx_4 \dots x, \geq 0,6$ ) было характерно снижение величины  $Rx_3^0$  от максимального значения при первом движении к минимальному при осуществлении последнего звена условного рефлекса.

Результаты проведенных экспериментов показали, что величина латентного периода рефлекса находилась в прямой зависимости от частоты возникновения незавершенности, а следовательно причин, вызывающих это явление. Она была тем меньше, чем более была упрочена вся последовательность движений. Наименьшие значения латентного периода ответа наблюдались при выполнении двигательного стереотипа.

Таким образом, формирование каждого звена в цепном условном рефлексе происходило строго последовательно в тех случаях, когда животным предоставлялась возможность их одновременной выработки. Переход от одного звена к другому наблюдался при обязательном условии "подсказки" - приема совмещения во времени двух сигналов, один из которых принадлежал к натуральному пище-

вому раздражителю. Этот прием на ранних этапах обучения вызвал появление характерного движения - незавершенности на кольцо, исчезнувшее только на стадии специализации временной связи. Если схема условного рефлекса изначально содержала больше одного варианта выполнения, приводящего к подкреплению, то в ходе обучения большинство кроликов стремилось к выбору только одного решения. Оказалось, что явление незавершенности тесно связано со степенью упроченности двигательного навыка.

## II. Влияние повреждения п.ММ на условнорефлекторную деятельность

У 6-ти мамиллоэктомированных кроликов в течение 2-х месяцев произвольная выработка условного рефлекса не происходила; оказалось возможным только пассивное научение. Формирование всех звеньев заняло в среднем 3-3,5 месяца вместо I-го в норме. Это изменение было обусловлено, по-видимому, тем, что после операции у кроликов в течение всех опытов наблюдалось отсутствие проявления пассивно-оборонительной реакции и слабая выраженность ориентировочно-исследовательской деятельности, особенно её второй компоненты. Для выработки адекватной реакции на такие раздражители как шорох, свет, полка, кормушка приходилось животных каждый раз подводить к соответствующему раздражителю, а затем к кормушке. Тем не менее, на каждый этап обучения, за исключением одного, потребовалось такое же число сочетаний, как и интактным кроликам, что указывает на сохранность нервных механизмов образования временной связи.

Схема обучения мамиллоэктомированных животных принципиально отличается от таковой в норме: при образовании временной свя-



зи не использовался принцип совмещения во времени 2-х сигналов - т.е. "подсказки", так как предварительно на шорох ( $S_0$ ) не вырабатывался элементарный двигательный навык - подход к кормушке. При этом незавершенная реакция на кольцо (I типа) не возникала. Однако после образования последнего звена цепи условного рефлекса - нажатия на полку, в поведении кроликов обнаружилась незавершенность II-го типа (всего условного рефлекса), что никогда не наблюдалось в норме. Оказалось, что при незавершении какого-либо движения в последовательности и соответственно отсутствии подкрепления, оперированный кролик начинал автоматически заново выполнять условный рефлекс, вместо того, чтобы исправить ошибку на месте, как это было в норме. Частота таких круговых движений от полки → кольцо → кормушке → полке → и т.д. составляла в среднем 3-5 совершений в период от одного подкрепления до другого.

При повреждении п.ММ на разной стадии упрочения двигательного навыка (140, 250 и 500 сочетаний) наиболее серьезные изменения были обнаружены в его проявлении. Если до операции (140 и 250 сочетаний) он был выработан, но еще не упрочен, что обнаруживалось по наличию большого числа решений, то после удаления наблюдалось их уменьшение до I-2-х и исчезновение незавершенности I-го типа. Если разрушение п.ММ происходило на фоне хорошо сбалансированной системы (500 сочетаний) при наличии единственного решения в двигательном навыке, то эффект операции заключался в одновременном появлении от 2-х до 4-х решений за счет возникновения незавершенности II-го типа.

После операции в поведении кроликов на протяжении всего периода исследования стала возникать реакция застывания. На фо-

не активного условнорефлекторного процесса вдруг наступала двигательная заторможенность на I-3 мин., в течение которых кролик не реагировал на условные и посторонние сигналы. От выраженности и продолжительности такого рода реакции зависела частота рефлекторной двигательной активности. Чем менее была упрочена временная связь, тем более чаще и выраженной было застывание (п.ММ-140). Кроме этого, в послеоперационный период у всех кроликов наблюдалось обратимое нарушение воспроизведения условного рефлекса в одном опыте и в течение 2-3 дней. По своему внешнему выражению это явление было сходно с реакцией застывания. Необходимо отметить, что период заторможенности постоянно сменялся взрывчатостью условнорефлекторного возбуждения. В течение первых 6-ти минут опыта кролик выполнял условный рефлекс четко и быстро, затем наступало застывание на I-2 мин., после чего через каждые 2-3 мин. активной деятельности животное вновь впадало в заторможенное состояние (на 40-60 сек.).

### Ш. Динамика становления различных видов торможения у интактных и мамиллоэктомированных кроликов

#### I. Внешнее торможение.

При включении любого постороннего раздражителя  $S_i$  во время выполнения условного рефлекса двигательная активность у интактных животных не затормаживалась, изменялись только величины латентных периодов ответа. Первая тормозная фаза в виде кратковременного увеличения латентного периода ответа на  $\ell = 1,8$  ( $p = 0,05$ ) наблюдалась в момент включения  $S_i$  (на I-2-м сочетаниях). Затем на 4-5-м сочетаниях возникала 2-я тормозная фаза с меньшим отклонением от фона ( $\ell = 0,7$ ;  $p = 0,05$ ). У мамилло-



эктомированных кроликов внешнее торможение при такой процедуре предъявления  $S_i$  проявлялось в виде одной фазы торможения при 1-2-м выполнении условного рефлекса ( $\ell = 1,7 - 1,9$ ;  $p = 0,001$ ). При последующих сочетаниях (3-8-е) величины латентного периода ответа статистически достоверно не отличались от таковых в фоне.

Включение постороннего раздражителя до выполнения условного рефлекса у интактных кроликов вызывало задержку двигательной активности продолжительностью на 30-40 сек - 3 мин. Изменения латентных периодов последующих ответов характеризовались появлением только одной фазы торможения во время 1-2-го сочетаний ( $\ell = 1,9$ ;  $p = 0,05$ ). У мамиллоэктомированных кроликов двигательная задержка значительно укорачивалась до 10-15 сек, а латентные периоды ответа при последующем выполнении недостоверно отличались от таковых в фоне.

Таким образом, при предъявлении внезапных раздражителей на фоне существующего в ЦНС условнорефлекторного возбуждения внешнее торможение в норме могло проявляться, по крайней мере, в виде двухфазного тормозного процесса. Так как первая фаза возникала в момент действия  $S_i$ , то она, возможно, была обусловлена возбуждением, возникающим в анализаторных системах. Вторая же волна есть последствие, связанное, возможно, с работой уже лимбических структур и представляет собой отражение интерферирующего воздействия волн возбуждения от  $S_i$  на последующую рефлекторную деятельность. При удалении п.ММ, по-видимому, в значительной степени уменьшается влияние одного возбудительного процесса на другой, вследствие чего и не наблюдалось эффекта последствия.

## 2. Дифференцировочное торможение.

У всех интактных кроликов после 80-90 предъявлений тормозного сигнала не удалось выработать постоянного 100% дифференцирования. По характеру проявления частоты правильного ответа ( $Rx'_5$ ) все животные были разделены на 2 группы. У 1-й группы эта величина быстро возрастала к 5-му опытному дню до  $Rx'_5 = 0,85$  и значительно колебалась затем около  $Rx'_5 = 0,72 \pm 0,11$ . У 2-й группы, наоборот, наблюдалось более плавное увеличение значений  $Rx'_5$  до 0,8 (1-5 день) и стабилизация ответа в дальнейшем на этом уровне ( $Rx'_5 = 0,8 \pm 0,05$ ).

В нашем эксперименте при предъявлении дифференцировочного сигнала ( $\bar{S}_4$ ) возможно возникновение двух правильных решений. На  $\bar{S}_4$  кролик может стремиться быстрее совершить повторное нажатие на полку и тогда величина латентного периода правильного ответа ( $\lambda x'_5$ ) будет укорачиваться. В другом случае, наоборот, животное может не нажимать на полку до момента выключения  $\bar{S}_4$ . При этом  $\lambda x'_5$  будет увеличиваться до максимального значения, равного времени действия тормозного сигнала (30 сек.).

Как и ожидалось, среди исследуемых животных в ходе обучения выявилось две тенденции изменений  $\lambda x'_5$ : у 6-ти кроликов (1-я группа) - снижение латентного периода ответа с 13,7 сек. до 5,6 сек., а у 10 кроликов (2-я группа) их увеличение с 5 сек до 8-10 сек. Только у 2-х животных  $\lambda x'_5$  достиг 30 сек. Величину латентного периода правильного ответа можно условно расценивать как показатель подвижности нервных процессов, потому что это - время, прошедшее от одного нажатия на полку до другого, а значит скорость перехода возбуждения с одного очага на другой.

При регистрации еще одного показателя дифференцировочного



торможения - латентного периода неправильного ответа ( $\bar{\mathcal{L}}x_5'$ , дергание кольца на дифференцировочный сигнал) обнаружилась прямая зависимость выраженности этой величины от характера  $\mathcal{L}x_5^+$  и  $Rx_5'$ . У I-й группы происходило снижение величины  $\bar{\mathcal{L}}x_5'$  с 27 сек. до 15 сек., а у 2-й группы наблюдалось постоянство этих значений около средней, равной 15-16 сек. При более тонком анализе величину латентного периода неправильного ответа оказалось возможным расчленить на три компоненты:  $\bar{\mathcal{L}}x_5' = \bar{\mathcal{L}}x_2 + \pi\bar{\mathcal{L}}x_3 + \bar{\mathcal{L}}x_5$ , где  $\bar{\mathcal{L}}x_2$  - подход кролика к кольцу;  $\pi\bar{\mathcal{L}}x_3$  - время нахождения около кольца и его дергание ( $\pi$  - частота дергания);  $\bar{\mathcal{L}}x_5$  - возврат к полке и ее нажатие. Характер становления этих величин позволил каждой компоненте придать конкретный физиологический смысл. Первая компонента  $\bar{\mathcal{L}}x_2$  - может отражать силу развивающегося тормозного процесса,  $\pi\bar{\mathcal{L}}x_3$  - силовые взаимоотношения между "старым" и "новым" очагом возбуждения. А так как динамика величин  $\mathcal{L}x_5^+$  и  $\bar{\mathcal{L}}x_5'$  оказалась сходной, то, возможно, она отражает один и тот же процесс - становление подвижности нервных процессов.

Оперированным кроликам для выработки дифференцировки требовалось такое же, как и интактным, число предъявлений тормозного сигнала, при этом 100% дифференцирование также не было достигнуто. Динамика становления величин  $Rx_5'$ ,  $\mathcal{L}x_5^+$  и  $\bar{\mathcal{L}}x_5'$  у мамиллоэктомированных животных в общем, несмотря на отсутствие четкого соответствия с определенной интактной группой, не выходила за пределы, установленные для нормы. Однако обнаружилось, что при правильном и неправильном ответе значения  $\mathcal{L}x_5^+$  у всех кроликов стали равны между собой и снизились до минимальной величины (5-6 сек.). При этом в неправильном ответе на стадии закрепления дифференцировки латентные периоды компонент также оказались

одинаковыми (2-3 сек.). Следовательно, после удаления п.ММ совершение ошибки не влияло ни на текущую, ни на последующую деятельность, что может свидетельствовать только об ослаблении тормозного процесса в результате мамиллоэктомии.

Предварительно выработанная дифференцировка после повреждения п.ММ не нарушалась, хотя частота правильного ответа достоверно снизилась с  $Rx_5 = 0,85 \pm 0,05$  до  $0,8 \pm 0,02$ . Это изменение нашло свое отражение в характере проявления значений  $\mathcal{L}x_5^+$  и  $\bar{\mathcal{L}}x_5'$ . Если животное по показателям дифференцировки относилось к I-й интактной группе, то после удаления значения  $\mathcal{L}x_5^+$  не менялись, а величины  $\bar{\mathcal{L}}x_5'$  увеличивались за счет возрастания значений второй компоненты -  $\pi\bar{\mathcal{L}}x_3$ . Если же кролик относился ко 2-й группе, то в послеоперационный период величины  $\mathcal{L}x_5^+$  постепенно снижались, а значения  $\bar{\mathcal{L}}x_5'$  за счет той же компоненты увеличивались до 30 сек. Эти данные подтверждают предположение об ослаблении торможения в результате удаления п.ММ.

### 3. Угасательное торможение.

У 10 интактных кроликов угасательное торможение окончательно развивалось на 5-6-й опытный день - 4-5%  $f x_5$  (нажатий на полку за 5 мин.). Иногда на 6-7 день наступало частичное (20%  $f x_5$ ) растормаживание (у 4-х кроликов из 10-ти), после чего число нажатий на полку не превышало 10%. Звенья цепи условного рефлекса угасали последовательно, начиная от последнего, стоящего перед подкреплением, к первому. В характере двигательной активности наблюдалась тенденция к уменьшению числа активных движений.

Так, если в первые дни, в основном, доминировали такие виды движений как условнорефлекторные, бег, обнюхивание и



умывание, то в дальнейшем начинали превалировать пассивные виды (лежание и сидение) и в виде тормозных фаз (от 4-х до 10 мин.), приурочивались к началу опыта. Однако полного угашения различных видов активных движений не наблюдалось.

После повреждения п.ММ у 16 кроликов угашение условного рефлекса происходило гораздо медленнее (на II-III опытный день) и носило волнообразный характер. Последовательность развития угасательного торможения изменилась: вначале затормаживалось первое звено рефлекса, а затем уже последующие. У оперированных кроликов так же, как и у интактных наблюдалось нарастание частоты пассивных движений (лежание и сидение). Однако число активных движений у них к концу опытов оставалось достаточно высоким. Периоды общей двигательной заторможенности были короче (1-3 мин.), при этом отмечалась высокая частота совершений движений в единицу времени (2-3 мин.). Данные этой серии опытов позволяют говорить об ослаблении торможения после удаления п.ММ.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

При изучении динамики формирования цепного условного рефлекса методом последовательного наращивания его звеньев было выявлено два наиболее существенных момента.

Во-первых, присоединение каждого звена к ранее выработанному, начиная с элементарного двигательного навыка (побежка к кормушке), а также запоминание в ЦНС конкретных движений происходило при обязательном применении "подсказки" - шороха у кормушки и запаха пищи около соответствующего условного раздражителя. Использование ее было обусловлено, во-первых, типологическими особенностями ВНД кроликов: доминированием пассивно-

оборонительной реакции в малознакомой обстановке. С физиологической точки зрения прием "подсказки" продиктован главным условнорефлекторным принципом - совмещением во времени двух очагов возбуждения: от индифферентного сигнала или раздражения отдельной группы мышц с конкретным безусловным центром. Какова же биологическая значимость такой процедуры? Ясно, что как запах знакомой пищи, так и предъявление условного раздражителя всегда сигнализирующего о возможности получения корма, относятся к категории пищевых. Их появление всегда будет приводить к возбуждению пищевого центра (Конорский, Эллисон, 1966). И в этом случае любой индифферентный сигнал не только "приобретает" конкретную биологическую значимость, сигнальность (например, пищевую), но и свяжется с определенным местом кормления и способом, приводящим животное к удовлетворению потребности.

Следовательно, при образовании цепного условного рефлекса в первую очередь необходимо было установить непосредственную, по определению Л.Г. Воронина (1948, 1952), параллельную связь между новым раздражителем и пищевым центром и только на базе этого уже возможно построение последовательной временной связи. Впервые подобная закономерность была установлена для простых двигательных рефлексов на сложные раздражители (Воронин, 1948). Возможно, что такой характер проявления временных связей является универсальным при формировании любой сложности двигательного навыка.

Ко второй группе фактов относится явление незавершенного движения на кольцо, впервые появлявшееся, когда в силу необходимости, на 3-ем этапе обучения условный раздражитель был в виде одновременного комплекса (свет + движение к кольцу).





Анализ результатов исследования показал, что эта реакция исчезала только на стадии специализации временной связи, когда полностью заканчивался процесс эфферентной генерализации, и кролик переходил к выполнению условного рефлекса с помощью единственного двигательного решения. С наиболее полным описанием явления незавершенного движения и попыткой его физиологического объяснения мы встретились в работах Л.Г. Воронина (1948, 1952) и Н.А. Норкиной (1951, 1955, 1956). По мнению этих авторов, причиной незавершенности является доминирование конечного звена условного рефлекса - пищевой реакции на кормушку, которая по принципу отрицательной индукции оказывает тормозящее влияние на всякий "надстраиваемый" над ней двигательный рефлекс.

Однако данные, полученные в нашей работе, а именно: возникновение незавершенной реакции на одновременный комплекс раздражителей, прямая зависимость выраженности её от степени упроченности отдельных движений и всей последовательности, исчезновение незавершенности на стадии специализации временной связи, не позволяет согласиться с таким объяснением. На наш взгляд, возникновение этой реакции скорее можно расценивать как доказательство образования и доминирования параллельных связей над образующейся последовательной связью между компонентами сложного рефлекса. Учитывая, что звенья условного рефлекса наращивались последовательно, а также предположение о необходимости параллельных связей, естественно будет ожидать, что само её образование во внешнем поведении животного может проявиться в виде незавершенных движений ранее выработанного навыка. И только по мере развития и усиления тормозного процесса, а соответственно и образования тормозных связей параллельные связи будут поста-

ленно затормаживаться, уступая место сформированной последовательной временной связи (Воронин, 1948).

Повреждения у кроликов п.ММ вызвало значительные изменения в процессе становления и проявления условнорефлекторной деятельности, характер которых, в основном, был сходен с данными, полученными И.А. Черешневым (1960-1964), Л.А. Плакхиной и Ю.А. Катковым (1972), Г.И. Федоровичем (1972) и др. Оказалось, что оперированные животные в течение 2-3-х месяцев не способны к произвольной выработке даже такого элементарного двигательного навыка как побежка к кормушке. Тем не менее, если условный рефлекс до операции был уже сформирован, то после удаления п.ММ независимо от степени упроченности, рефлекс полностью воспроизводился, а такие виды внутреннего торможения как дифференцировочное и угасательное вырабатывались и закреплялись.

Исходя из этого, можно было бы предположить, что п.ММ участвуют в запоминании поступающей информации. Но факт возможности пассивного обучения и, что особенно важно, необходимость применения на каждом этапе такого же числа сочетаний, как и в норме, позволяет по другому оценивать обнаруженные изменения.

Обращает на себя внимание слабая выраженность у оперированных кроликов ориентировочной и особенно исследовательской реакции, а также отсутствие пассивно-оборонительной реакции, из-за чего, по-видимому, пассивное обучение оказалось возможным. Такое поведение наблюдалось на фоне низкой или сниженной (до 30%) двигательной активности. Перечисленные изменения регулярно отмечались на протяжении всего периода исследования, при этом в сериях опытов на кроликах с удаленными п.ММ после 140, 250 и 500 сочетаний четко проявлялся феномен взрывчатости

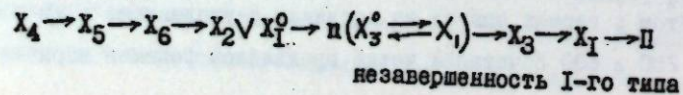


условнорефлекторного возбуждения: животное совершало до 12 нажатий на полку в течение 5 минут. Эти данные не позволяют рассматривать редукцию ориентировочно-исследовательской и пассивно-оборонительной реакций, а отсюда и отсутствие произвольного обучения как результат снижения уровня бодрствования, хотя по литературным данным п.ММ и относятся к активирующим структурам мозга (Соллертинская, 1968).

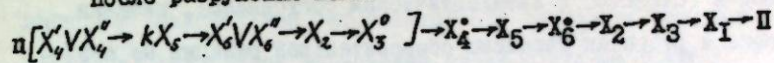
Характер изменений в схеме обучения у мамиллоэктомированных кроляков, а именно: выпадение этапов, которые в норме были связаны с применением "подсказки" (следовательно, принцип совмещения не использовался) и отсутствие незавершенности на кольцо позволяют прийти к заключению, что последовательная временная связь могла формироваться, по-видимому, сразу, без предварительного образования параллельных. Об этом свидетельствует, например, факт облегчения выработки реакции на свет за счет возможной оценки одновременно-последовательного комплекса раздражителей (свет + движение, 3-й этап) сразу как последовательного (свет → движение, 4-й этап).

В отношении же двигательного навыка, независимо от того, до или после операции он был выработан, изменения произошли в одном направлении - животное могло выполнять рефлекс только одной последовательностью движений. Любое отклонение от неё приводило к появлению незавершенности II-го типа - перебору всех возможных решений с незавершенностью на кольцо до тех пор, пока не выполнялось необходимое двигательное решение.

До операции:



После разрушения п.ММ:



незавершенность II-го типа

где . - одно из альтернативных движений

k - частота нажатий на полку.

Вышеуказанные данные позволяют прийти к заключению о том, что после разрушения п.ММ как формирующаяся, так и ранее образованная временная связь теряет свой приспособительный, динамический характер и может функционировать только как автоматизированная система.

Учитывая собственные и литературные данные о причастности п.ММ к структурам мозга, формирующим оборонительное поведение (Ренсон, 1959, Тонких, 1966; Вальдман и Козловская, 1968 и др.), которое имеет непосредственное отношение к ориентировочно-исследовательской деятельности (Павлов, 1925; Волохов, 1970 и др.), можно предположить, что эта структура мозга принимает участие в анализе отрицательной значимости нового раздражителя, необходимом для понижения вероятности опасных событий в мало-знакомой среде. А такие факты, как неэффективность принципа совмещения, возможность образования сразу последовательной связи, а отсюда - автоматизм её функционирования, могут свидетельствовать о том, что новый сигнал в ЦНС в условиях нарушения анализа отрицательной значимости раздражителя будет оцениваться как индифферентный. На основании клинического материала Д.П. Латаш (1968) приходит к сходному предположению в отношении структур гиппокампа круга, к которым относятся и п.ММ.

В поведении кроликов в послеоперационный период мы постоянно сталкивались с реакцией застывания, характер проявля-



ния которой (сходство с каталептическим состоянием), пищевая обстановка и редукция пассивно-оборонительной реакции не позволяет объяснить ее возникновение за счет усиления реакции страха, как считают некоторые авторы (Крикхауз, с соавт., 1964-1967; Томас с соавт., 1963 и др.).

Частота реакций застывания находилась в прямой зависимости от взрывчатости условнорефлекторного возбуждения, так как периоды четкого выполнения (1-2 мин.) с минимальным латентным периодом ответа регулярно сменялись периодами заторможенности. Исходя из представлений Л.А. Орбели, И.С. Бери това, Э.А. Асратяна и др., подобный характер поведения можно рассматривать как проявление торможения с охранительно-восстановительной ролью.

В то же время данные о ходе развития различных видов торможения у мамиллоэктомированных кроликов свидетельствуют, на наш взгляд, о нарушении торможения с координирующей ролью. Так, при исследовании внешнего торможения существенным эффектом повреждения оказалась редукция интерферирующего воздействия предыдущей деятельности на последующую - отсутствие реакции последующей деятельности. Такое изменение можно понимать как нарушение координирующего торможения, так как естественно было бы ожидать, что всякое новое возбуждение, биологическая значимость которого для животного еще не определена, должно вступить во взаимодействие с имеющимся условнорефлекторным возбуждением. С таким же феноменом мы встретились и при образовании дифференцировочного торможения, когда совершение ошибки не влияло ни на характер, ни на скорость проявления последующей деятельности. Факты более медленного процесса развития угасательного торможения, высокой двигательной активности животных, отсутствие длительных

периодов двигательной заторможенности позволяют говорить о значительном ослаблении торможения после удаления п.ММ.

Опираясь на представление П.К. Анохина (1958) о корригирующей роли п.ММ и "информационную теорию эмоций" П.В. Симонова (1964), попытаемся представить функцию п.ММ следующим образом. При определении отрицательной значимости раздражителя для деятельности п.ММ существенно, по-видимому, состояние ЦНС в данный момент. Если неопределенность среды велика (новая обстановка), а условнорефлекторного возбуждения нет, то участие п.ММ проявится в определении степени опасности (ориентировочная реакция), информация о которой в дальнейшем в виде возбуждения будет использована для организации либо реакции страха, либо исследовательской деятельности. Если же в ЦНС создается динамическая система, то эта же деятельность п.ММ будет направлена на оценку ошибочных действий, уменьшение разницы между прогностически необходимой и наличной информацией и проявится в виде одного из видов торможения с координирующей ролью, являющегося основой для сложного аналитико-синтетического процесса.

#### ВЫВОДЫ

I. В результате анализа динамики выработки у интактных кроликов цепного замкнутого условного рефлекса (140-200 сочетаний, II-III опытных дней) было выделено 6 основных этапов, формирование которых происходило строго последовательно при обязательном применении "подсказки" шороха - приема обмещения во времени двух сигналов, один из которых принадлежал к натуральному пищевому раздражителю. Этот прием способствовал установлению сначала параллельной временной связи каждого нового



раздражителя с пищевым центром, и уже на этой основе формировалась последовательная связь между компонентами сложного рефлекса.

2. Двигательный стереотип условного рефлекса устанавливался позднее, чем сама временная связь (на стадии специализации). При этом у кроликов обнаружилось стремление к выбору единственного решения при условии возможности существования и подкрепления других.

3. В ходе обучения у интактных животных возникала реакция незавершенного движения I-го типа (на кольцо), проявление и степень выраженности которой обратно пропорционально зависело от упроченности отдельных движений в двигательном навыке. Это явление исчезало только в случае установления двигательного стереотипа.

4. У мамиллоэктомированных кроликов не удалось в течение 2-х месяцев полностью выработать цепной условный рефлекс. Использование приема "подсказки" не дало положительных результатов; было возможно только пассивное обучение, требовавшее такое же, как в норме, число сочетаний. Вместо незавершенности I-го типа (на кольцо) возникала незавершенность II-го типа (всего условного рефлекса).

5. Повреждение мамиллярных тел на разных стадиях упроченности временной связи не затрагивало первичных механизмов памяти — способности к запоминанию, сохранению и воспроизведению.

6. Изменения, обнаруженные после операции, в основном, касались двигательного стереотипа: независимо от того, был он сформирован или еще нет до повреждения п.ММ, в послеоперационный период условный рефлекс животным мог выполняться только одной, жестко закрепленной последовательностью движений. Любое отклонение о

отклонение от этого решения приводило к появлению незавершенности II-го типа.

7. После удаления мамиллярных тел изменился характер проявления внешнего торможения: при предъявлении постороннего раздражителя вместо двух фаз торможения в норме (на I-2-ом и 4-5-м сочетания), возникала только одна, в момент включения; реакция последствия не наблюдалась.

8. Операция не сказалась существенно ни на выработке, ни на сохранении дифференцировочного торможения. Удалось обнаружить изменения только в области возбuditельно-тормозных отношений: совершение ошибки (дергание кольца при тормозном сигнале), в отличие от нормы, не влияло ни на текущую, ни на последующую деятельность.

9. Угасательное торможение после разрушения мамиллярных тел развивалось медленнее, чем у интактных кроликов (9-13 и 5-6 дней соответственно), при этом не происходило затормаживания общей двигательной активности. Порядок угашения звеньев рефлекса по сравнению с нормой стал обратный: чем ближе к подкреплению стояло звено цепи, тем труднее оно затормаживалось.

10. У мамиллоэктомированных кроликов на 60-70% по сравнению с предоперационным уровнем снизилась условнорефлекторная двигательная активность за счет проявления реакции застывания. Наблюдалась редукция пассивно- и агрессивно-оборонительных реакций, а также плохая выраженность ориентировочно-исследовательской деятельности.



Список работ, опубликованных по материалам диссертации

1. Участие структур гиппокампа круга в условнорефлекторной деятельности кролика. "2-я конференция по проблемам памяти и следовым процессам". Тез. докл., Пушкино-на-Оке, 1970, стр. 163-166.
2. Влияние электрокоагуляции гиппокампа и мамиллярных тел на пищедобывательные условные рефлексы кроликов. Сб. "Физиология и патофизиология лимбико-ретикулярной системы". Москва, 1971, изд-во "Наука", стр. 130-135 (совм. с Н.А. Тушмаловой).
3. Влияние разрушения мамиллярных тел на условные рефлексы разной стадии упрочения. "Ж. высш. нерв. деят.", 1971, т. 21, вып. 4, стр. 706-711 (совм. с Н.А. Тушмаловой).
4. Участие структур гиппокампа круга в формировании внешнего торможения. "Ж. высш. нерв. деят.", 1972, т. 22, вып. 5, стр. 924-929 (совм. с Ш.К. Сагимбаевой).
5. Участие филогенетически различных образований гиппокампа круга в условнорефлекторной деятельности кроликов. "6-е научное совещание и симпозиум по эволюционной физиологии, посвященный 90-летию со дня рождения Л.А. Орбели". Тез. и реф. докл. Ленинград, 1972, стр. 201 (совм. с Ш.К. Сагимбаевой).
6. О закономерностях формирования цепного замкнутого условного рефлекса у кроликов. "3-я научная конференция молодых ученых по физиологии ВНД". Тез. и реф. докл. Москва, 1973, МГУ, стр.

ПОДП. К ПЕЧАТИ 3/ХП-73 Г. ФОРМАТ 60x90/18  
 ФИЗ.П.Л. 1,75. УЧ.-ИЗД.Л. 1,25. ЗАКАЗ 2340. ТИР. 200

ОТПЕЧАТАНО НА РОТАПРИНТАХ В ТИП. ИЗД. МГУ  
 МОСКВА, ЛЕНГОРЫ