

Н. И. СИХАРУЛИДЗЕ

О ФУНКЦИЯХ МОЗЖЕЧКА И ПЕРЕДНЕГО МОЗГА В ПОВЕДЕНИИ ЧЕРЕПАХ (EMYS ORBICULARIS И CLEMMYS CASPICA)

(Представлено академиком И. С. Бериташвили 5 IV 1971)

Из морфологических исследований разных авторов известно, что элементы новой коры (неокортекс) впервые в филогенезе формируются у рептилий (1, 2). Существенным этапом в развитии функций коры явилось возникновение области конвергенции и взаимодействия различных видов чувствительности (3). Что же касается мозжечка, то его развитие у рептилий происходит в направлении более четкого формирования моторной деятельности в условиях интенсивно эволюционирующих средне- и, особенно, переднемозговых образований, к которым переходят дистантные афферентные функции мозжечка (4). В настоящей работе методом свободного передвижения животных (5) исследовалось влияние удаления мозжечка и одновременно переднего мозга и мозжечка на поведение черепах в различных условиях эксперимента. Опыты проводились на 8 каспийских (*Clemmys caspica*) и 6 болотных (*Emys orbicularis*) черепахах.

Подопытных животных предварительно более месяца приучали к экспериментальной обстановке. Их содержали в террариуме, одна треть площади которого была занята водой при температуре 25—30°. За 15—20 мин. до начала опытов черепах помещали в воду с температурой 36—38°.

Поведение черепах изучалось в специальном стеклянном террариуме размером 130×80×50 см. Одна четвертая, стартовая часть, террариума была отделена от остальной части прозрачной съемной перегородкой. В этой части черепахи находились между опытами. Противоположный конец террариума был разделен непрозрачными перегородками на три отделения, в которых животные получали пищу во время опытов.

Для изучения поведения при изолированном зрительном восприятии пищевого объекта черепахам, находящимся в стартовом отделении опытного террариума, показывали через прозрачную перегородку пищу и затем клали ее в одном из трех отделений. Через разные интервалы времени черепах выпускали. Как это было показано в предыдущих работах (6), животные через 3—3,5 мин. после показа пищи обычно выбирали правильное направление и сразу находили пищу.

Результаты, полученные на черепахах с удалением мозжечка, не отличались от данных на интактных животных (табл. 1). Хотя в первые 2—3 дня после удаления мозжечка животные были малоподвижны, создавалось впечатление полного отсутствия тонуса; на 5—6 день они постепенно стали передвигаться. Полная компенсация моторных функций наступила через две недели после операции.

При изучении поведения черепах на комплексное восприятие пищевого раздражения животных кормили в одном из трех отделений террариума и часть пищи оставляли на том же месте. Затем черепах переносили в стартовую часть террариума и выпускали оттуда через разные интервалы времени. Животные выбирали правильное направление при продолжительности отсрочки в 3—3,5 мин. Черепахи с удалением мозжечка правильно находили пищу при таком же интервале времени (табл. 1.).

Следовательно, удаление мозжечка не влияет на поведение черепах при изолированном зрительном и комплексном пищевом раздражении.

Для опытов по выработке условных зрительных рефлексов служил тот же террариум. Черепаха получала пищу в одном из трех отделений террариума с предварительно зажженной в нем желтой лампочкой. Услов-

Реакции черепах без мозжечка на различного типа раздражители
в зависимости от продолжительности отсрочки

Черепахи	Продолжительность отсрочки в минутах																	
	1			2			2,5			3			3,5			4		
	число проб	+	-	число проб	+	-	число проб	+	-	число проб	+	-	число проб	+	-	число проб	+	-
Изолированное зрительное восприятие																		
Каспийские																		
№ 1	25	25	0	25	20	5	25	23	2	25	8	17	25	2	23	25	0	25
Болотные																		
№ 2	25	23	2	25	24	1	25	20	5	25	5	20	25	3	22	25	1	24
№ 7	25	25	0	25	24	1	25	22	3	25	4	21	25	1	24	25	0	25
№ 8	25	25	0	25	22	3	25	20	5	25	5	20	25	2	23	25	1	24
Комплексное восприятие пищевого раздражения																		
Каспийские																		
№ 1	25	25	0	25	23	2	25	20	5	25	10	16	25	3	22	25	1	24
Болотные																		
№ 2	25	25	0	25	20	5	25	22	3	25	5	20	25	1	24	25	2	23
№ 7	25	24	1	25	25	0	25	23	2	25	4	21	25	0	25	25	0	25
№ 8	25	23	2	25	24	1	25	24	1	25	6	19	25	3	22	25	1	24
Условный раздражитель																		
Каспийские																		
№ 3	25	22	3	25	20	5	25	15	10	25	1	24	—	—	—	—	—	—
№ 4	25	24	1	25	22	3	25	18	7	25	3	22	—	—	—	—	—	—
Болотные																		
№ 5	25	25	0	25	23	2	25	16	9	25	1	24	—	—	—	—	—	—
№ 6	25	24	1	25	20	5	25	15	10	25	0	25	—	—	—	—	—	—

Примечание. Знак + означает правильный выбор, знак — неправильный выбор направления к месту нахождения пищи.

ный рефлекс вырабатывался после 20—30 сочетаний, а его укрепление — после 50—60. Дифференцировка на зажигание красной лампочки вырабатывалась на 10—15 неподкреплений и закреплялась на 12—24.

Изучение отсроченных реакций на условный зрительный раздражитель производилось после выработки у животных прочного пищедобывательного рефлекса. После действия условного раздражителя (включение лампочки на 15—20 сек.) перегородка, отделяющая стартовую часть террариума, открывалась, черепахи шли к пищевым отделениям, и в случае безошибочного выбора направления подавался корм. Черепахи обычно выбирали правильное направление и шли прямо к пищевым отделениям при интервалах в 2,5—3 мин.

После удаления мозжечка у черепах в значительной степени затрудняется выработка зрительных условных рефлексов. Так, например, условный зрительный рефлекс на желтый свет лампочки у безмозжечковых черепах образовался после 50—60 сочетаний. Дифференцировка на зажигание красной лампочки вырабатывалась на 25—30 неподкреплений. Затруднение выработки условнорефлекторной реакции не могло быть вызвано послеоперационной травмой, так как опыты начинались через 15—20 дней после операции. Однако после восстановления условных рефлексов отсроченные реакции на условные раздражители у оперированных черепах протекали так же, как и у интактных (табл. 1).

Следовательно, после удаления мозжечка у черепах не нарушается поведение при изолированном зрительном и комплексном пищевом раздражении. У безмозжечковых черепах затрудняется новообразование условных рефлексов. После восстановления зрительных условных рефлексов отсроченные реакции на условные раздражители протекали в норме: в течение 2,5—3 мин. после подачи условного зрительного раздражителя оперированные черепахи, так же как и интактные, выбирали

правильное направление к тому пищевому отделению, которому соответствовал условный раздражитель.

В специальной серии опытов на интактных и безмозжечковых черепахах в период отсрочки как при изолированном и комплексном пищевом раздражении, так и между действием условного раздражителя и выпусканием животного из стартового отделения применялись разные необычные посторонние раздражения (вибрация террариума, звуки разных частот, сильное световое раздражение). Оказалось, что эти раздражители не действовали на протекание отсроченных реакций.

Из исследований разных авторов известно, что за счет участия переднего мозга протекают более сложные формы поведения (⁴, ⁷, ⁸). Существенной характерной особенностью развития переднего мозга является то, что в нем достигает определенного уровня развития неокортикальное образование (⁹, ¹⁰). Прогрессивные изменения центральной нервной системы пресмыкающихся, происшедшие за счет развития переднего мозга, обуславливают образование более сложных форм поведения, типа временных связей между двумя индифферентными раздражителями и условные рефлексы на сложные раздражители (⁹). После удаления переднего мозга у черепах нарушается дифференцировка зрительных условных раздражений, отсроченные реакции на условные раздражители, краткосрочная память при изолированном, зрительном, а также комплексном восприятии пищевых раздражителей (⁸).

Некоторый интерес представляло изучение в одной серии опытов одновременного удаления переднего мозга и мозжечка у черепах. В первые дни после операции черепахи были малоподвижны, перестали принимать пищу. Через 3—4 дня после операции они начали передвигаться по террариуму, но их движения были замедленны; постепенно начали принимать пищу. На 10—12 день после операции мы приступили к опытам. Все поведенческие реакции, изучавшиеся на интактных черепахах, после операции оказались нарушенными. Частично восстановились только зрительные условные рефлексы после 110—130 сочетаний условного раздражителя с безусловным, но они были непрочны и не всегда наблюдались.

Исходя из полученных нами данных, можно полагать, что мозжечок не играет какой-либо роли в запоминании воспринятых объектов. Известно, что развитие мозжечка у рептилий происходит в направлении более четкого формирования деятельности в условиях интенсивно эволюционирующих средне- и, особенно, переднемозговых образований, к которым переходят дистантные афферентные функции мозжечка.

При одновременном удалении у черепах мозжечка и переднего мозга частичное восстановление условнорефлекторной деятельности, а именно, восстановление зрительных неустойчивых условных рефлексов под воздействием многократного сочетания условного сигнала с безусловным, по видимому, происходит за счет промежуточного и среднего мозга. Эти отделы являются также важным субстратом условнорефлекторной деятельности у рыб (¹¹, ¹²).

Тбилисский государственный
университет

Поступило
5 IV 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ L. E dinger, In: Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere, Leipzig, 1911. ² И. Н. Филимонов, В кн. Сравнительная анатомия большого мозга рептилий, Изд. АН СССР, 1963. ³ П. З. Мазурская, Г. Д. Смирнов, Журн. эволюционн. биохим. и физиол., 1, 5, 442 (1965). ⁴ А. И. Карамян, Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга, М., 1956. ⁵ И. С. Беритов, Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы, Тифлис, 1962. ⁶ А. Л. Эльдаров, Н. И. Сихарулидзе, ДАН, 182, № 1, 237 (1968). ⁷ D. V. Hertzler, W. Hayes, J. Comp. and Physiol. Psychol., 63, 3 (1967). ⁸ Н. И. Сихарулидзе, Сообщ. АН ГрузССР, 53, 1 (1969). ⁹ А. И. Карамян, Функциональная эволюция мозга позвоночных, Л., 1970. ¹⁰ М. Ф. Никитенко, Эволюция и мозг, Минск, 1969. ¹¹ Ю. А. Холодов, В кн. Нервные механизмы условнорефлекторной деятельности, М., 1963. ¹² Л. Г. Воронин, К. Г. Гусельникова и др., В кн. Рефлексы головного мозга, 1963.