

Подвижность нервных процессов у жёлтого суслика в активном периоде его жизнедеятельности (экспериментальная работа)

М.Ё. Холбеков, М.Б. Устоев, Э.Н. Нуритдинов, С.А. Чориев

Кафедра биологии с основами генетики ТГМУ им. Абуали ибни Сино

В статье приводятся факты выработки двигательного-оборонительных условных рефлексов и переделки условно-рефлекторной деятельности со зрительного и слухового анализаторов. Показано, что у сусликов после неоднократной переделки сигнального значения условных раздражителей наблюдаются невротические состояния.

Ключевые слова: жёлтый суслик, условный рефлекс, зрительный и слуховой анализатор

Введение. Сравнительно-физиологическое изучение высшей нервной деятельности животных, впадающих в сезонную спячку, является актуальным в решении некоторых задач эволюционной и, особенно, экологической физиологии. Так, в частности, основным интересом представляет изучение временной организации цикла бодрствования – сон у зимоспящих, как в активный период их жизнедеятельности, так и в период вхождения в зимнюю спячку. Было показано, что при вхождении в зимнюю спячку у суслика *Citellus undulatus parry* имеют место формы сна, характерные для пойкилотермных животных [1]. Кроме того, была установлена роль первичного сна позвоночных (рыбы, амфибии) в генезе гипобриоза у пойкилотермных и зимней спячки у млекопитающих [2]. В этой работе было высказано положение о том, что в генотипе и фенотипе зимоспящих млекопитающих сохраняются признаки сна, характерные как для гомойотермных позвоночных в активный период их жизнедеятельности, так и для пойкилотермных позвоночных (при вхождении в зимнюю спячку). В этом плане представляет также интерес изучение высшей нервной деятельности этих животных, особенно тех, которые впадают в летне-осенне-зимнюю спячку. Представителем этой категории животных является жёлтый суслик или песчанка – типичный представитель глинистых пустынь и предгорных полупустынь Средней Азии и Казахстана. В Таджикистане жёлтый суслик изучен слабо, о нём имеются отрывочные сведения [3-5]. Жёлтый суслик 71/2 – 81/2 мес. в году проводит в летне-осенне-зимней спячке. Как известно, в период зимней спячки температура их тела падает до температуры окружающей среды, лишь на доли градуса превышая её [8,9]. Другой характерной чертой зимоспящих является снижение интенсивности обмена веществ (потребление кислорода, выведение углекислоты) в 10 и более раз по сравнению с состоянием бодрствования.

Экзогенные и эндогенные факторы, вызывающие летнюю спячку жёлтого суслика, не известны. Некоторые авторы связывают её с высыханием эфемеров в пустынях и полупустынях, с созданием неблагоприятных условий питания для животных [5-10].

В литературе отмечается, что условные рефлексы сохраняются в период спячки и вновь вырабатываются у животных при их охлаждении до температуры 28-30°C [8,10,11]. Пашутин В.В. впервые установил, что ежи перед впадением в зимнюю спячку реагируют на пищевые сигналы, но пищу не принимали. У них наблюдались оборонительные реакции – тормаживание дифференцировки [12]. В литературе имеются данные о сравнительно быстром образовании временных связей со зрительным и двигательным анализаторами у малого (*Citellus pygmaeus*) и крапчатого (*Citellus suslicus*) сусликов [13]. Данных о временной организации цикла бодрствования – сон у этих представителей млекопитающих в литературе не имеется. Этот вопрос является предметом нашего специального изучения.

Цель исследования: изучение условно-рефлекторной деятельности у жёлтого суслика только в активный период его жизнедеятельности.

Материал и методы. Опыты проводились в помещениях ботанического сада Таджикского национального университета в апреле - июле 2002г. Эксперименты были поставлены на 6 жёлтых сусликах в активный период их жизнедеятельности по разработанной ранее электрооборонительной методике [14]. Суслик, находясь в камере-манеже, должен при подаче безусловного сигнала (удар электрическим током) проскочить в отверстие перегородки, поставленной в середине камеры между её боковыми стенками. Экспериментальная камера



была изготовлена из фанеры (размер 60x180x30см), пол деревянный, с вделанными в него металлическими контактами, с расстоянием между ними 2-3мм. Безусловным раздражителем служил электрический ток напряжением 40-60В, подававшийся на контакты в полу. Напряжение и сила тока подбирались в каждом случае индивидуально.

Условными зрительными раздражителями служили четырёхугольник и треугольник, которые предъявлялись в опыте слева и справа. При показе четырёхугольника с сочетанием безусловного раздражителя слева суслик перебежал через отверстие перегородки на правый отсек камеры. При показе треугольника животное должно было оставаться на исходном месте, и ток не включался, т.е. вырабатывалось дифференцировочное торможение.

Слуховыми условными раздражителями являлись тоны 100 или 200 Гц от звукогенератора, подаваемые через динамики справа и слева. Звучание слева вызывало условно-рефлекторную побегу в левый отсек камеры. Звучание справа являлось тормозным дифференцировочным агентом, и животное оставалось на стартовой площадке. Условный сигнал действовал в течение 5-10 сек, после чего следовало безусловное подкрепление. Ежедневно предъявляли по 10 сочетаний с интервалом 3-4 мин. Критерием выработанного условного рефлекса служило 90-100% оборонительных реакций на условный стимул. У всех сусликов вначале вырабатывались электрооборонительные условные рефлексы, затем поочередно производились переделки условно-рефлекторной деятельности.

Результаты и их обсуждение. Условные рефлексы на местоположение четырёхугольника проявлялись на 2-й день у 6 сусликов, в среднем после $9,6 \pm 0,3$ и упрочились после $70,3 \pm 1,5$ сочетаний. Время пробега в правый отсек камеры составляло $12 \pm 0,3$ сек. После достижения 90-100% проявляемости оборонительного условного рефлекса вырабатывали дифференцировочное торможение на предъявление треугольника, начальные проявления которого различаются у всех животных в среднем после $17,3 \pm 1,9$ проб, а упрочение – после $70,3 \pm 1,5$ проб на 6-7-й день. Эти результаты показывают, что, несмотря на существенные различия в динамике положительных и отрицательных условных рефлексов, стадия упрочения временных связей со зрительным анализатором у подопытных сусликов сопоставима как для положительного, так и для отрицательного раздражителя.

В противоположность этому, скорости формирования временных связей со слуховым анализатором сусликов в процессе проявления и упрочения двигательного оборонительного условного рефлексов были различны. Условные рефлексы на местоположение тона 100 Гц проявились в среднем после

$7,0 \pm 0,8$ и упрочились после $57,5 \pm 1,0$ сочетаний. Время пробега в левый отсек камеры составляло $14,4 \pm 1,1$ сек. После стабилизации положительных условных рефлексов вырабатывалось дифференцировочное торможение, которое начало появляться у всех сусликов в среднем после $9,3 \pm 0,7$ и упрочилось после $67,0 \pm 1,6$ проб на 6 – 7 - й день.

С целью выяснения подвижности нервных процессов головного мозга предварительно «обученных» сусликов, нами была предпринята переделка сигнального значения условных раздражителей. Данные показали, что при 1-й переделке сигнального значения условных раздражителей положительные условные рефлексы на местоположение треугольника проявились и упрочились после $19,3 \pm 1,2$ и $93,8 \pm 2,1$ сочетаний, тогда как дифференцировочное торможение на четырёхугольник проявилось и упрочилось значительно быстрее. Новые временные связи со слухового анализатора проявились после $12,5 \pm 0,5$ и упрочились после $79,0 \pm 1,6$ проб условных (тон 200Гц) и безусловных раздражителей. Дифференцировочное торможение (тон 100Гц) проявилось и укрепились гораздо быстрее. Таким образом, установлено, что 1-я переделка сигнального значения условных раздражителей оказала существенное влияние на анализ пространственного местоположения треугольника ($71,0 \pm 2,7\%$), тогда как дифференцировочное торможение пострадало незначительно ($80,4 \pm 2,1\%$). Следует отметить особо, что анализ местоположения звуковых условных сигналов также не был нарушен. Дифференцировочное торможение проявлялось даже раньше, чем до переделки ($99,2 \pm 2,0\%$), при незначительном снижении величины положительных условных рефлексов ($88,3 \pm 1,2\%$). На основании полученных данных можно заключить, что 1-я переделка сигнального значения условных раздражителей у жёлтого суслика не оказывает влияния на ранее выработанную пространственную дифференциацию местоположения источников раздражителей. На 9-й день после 1-й переделки и стабилизации условно-рефлекторной деятельности у подопытных животных, мы проводили 2-ю переделку. Оказалось, что в результате этого существенно пострадал анализ местоположения четырёхугольника. Величина адекватных ответов составляла $54,7 \pm 1,4\%$. Дифференцирование местоположения треугольника не пострадало и величина правильных ответов на показ его, как в случае 1-й переделки, оставалась неизменной ($76,4 \pm 2,4\%$).

Существенно был нарушен анализ местоположения звуковых сигналов. Оказалось, что условно-рефлекторные побегу реализовались адекватно в $62,2 \pm 1,7\%$ случаев, тогда как величина дифференцировочного торможения составляла $70,2 \pm 1,4\%$. Процесс 2-й переделки продолжался 8-9 дней, и за этот промежуток времени динамика условно-рефлекторной деятельности была волнообразной и улучшалась от опыта к опыту.



Таким образом, установлено, что 2-я переделка двигательного-оборонительных условных рефлексов у сусликов характеризуется резким увеличением продолжительности и скорости восстановительного процесса. Такая характеристика условно-рефлекторной деятельности, по-видимому, связана с нарастанием сложности условий эксперимента, где возбуждающие процессы начинают преобладать над тормозными. Это явление очень четко отражается в поведенческих реакциях подопытных сусликов. Нам удалось выявить повышенную агрессивность животных и различные невротические симптомы. Они выражались в том, что суслики, находясь в правом или левом отсеке камеры, не переходили на стартовую (исходную) площадку самостоятельно. Экспериментатору приходилось перемещать животных на стартовую площадку насильно. Кроме того, животные, находясь в отсеках камеры (где отсутствует электрораздражение), сидели неподвижно в углах клетки или грызя фанеру камеры, или же проявляя оборонительную реакцию. В это время они не «свистели», как это имело место в предыдущих опытах. Учитывая такое поведение подопытных животных, мы делали перерыв в эксперименте в течение трех суток. После перерыва суслики вели себя спокойнее, издавали «свисты» различного характера, совершали непрерывные маневренные движения, стояли «столбиком» и фиксировали раздражители взглядом.

3-я переделка сигнального значения условных раздражителей у всех сусликов началась с показа треугольника как положительного условного сигнала. Удалось установить, что проявление условно-рефлекторного побега на противоположный отсек камеры возникло после $27,6 \pm 2,1$ сочетаний. Однако в дальнейшем животные никогда не оставались на стартовой площадке, их загоняли туда даже насильно. В интервалах между действием условных раздражителей суслики самостоятельно убегали в один из отсеков камеры. Были они, как и прежде, агрессивными, бросались на экспериментатора, грызли лампочки и динамики, дверцы камеры и даже собственные конечности. Уровень правильных ответов при третьей переделке на положительные световые и звуковые условные раздражители равен соответственно $36,6 \pm 1,4$ и $16,8 \pm 0,3\%$. Величина дифференцировочного торможения в обоих случаях была достоверно низкой - $7,2 \pm 1,1$ и $12,0 \pm 0,7\%$.

Полученные результаты показали, что у сусликов в условиях лаборатории можно выработать двигательного-оборонительные условные рефлексы на пространственно локализованные зрительные и слуховые раздражители. Формирование их происходит легко и быстро. Однако в условиях наших экспериментов переделать предварительно выработанную условно-рефлекторную деятельность удалось лишь дважды. Попытка третьей переделки сигнального значения условных раздражителей приводила животных к невротическим состояниям.

Было показано, что у представителей незимоспящих (морских свинок) оборонительные условные рефлексы на положительные зрительные сигналы проявились после $9,1 \pm 0,3$ и укрепились после $72,4 \pm 2,6$ сочетаний. Дифференцировочное торможение со зрительного анализатора формировалось после $101,4 \pm 3,7$ не подкреплений. Величина адекватных ответов на положительные и тормозные сигналы достигала соответственно $98,0 \pm 2,4$ и $92,4 \pm 3,2\%$. Приблизительно такая же картина наблюдалась при выработке двигательного-оборонительных условных рефлексов со слухового анализатора. Оказалось, что первое условно-рефлекторное избегание наблюдалось после $8,1 \pm 0,4$ сочетаний. Ответы на положительные слуховые сигналы стабилизировались после $61,3 \pm 2,2$ подкреплений. Скорость выработки дифференцировочного торможения со слухового анализатора была медленнее ($105,4 \pm 4,1$ сочетаний) и величина дифференцировки в фазе стабилизации равнялась $92,6 \pm 3,6\%$ [14].

При сравнении динамики условно-рефлекторной деятельности у зимоспящих и незимоспящих выделяются следующие особенности. Во-первых, несмотря на одинаковую скорость выработки условно-оборонительного избегания со зрительного и слухового анализаторов, резко отличаются картина и скорость формирования дифференцировочного торможения с этих же анализаторов. Во-вторых, несмотря на то, что опыты у обеих категорий животных проводились в апреле – июле, выявлено большое расхождение в упрочении дифференцировочного торможения. У зимоспящих эта фаза по многим параметрам была короче, чем у незимоспящих. Существенно также отметить, что у морских свинок в одинаковых условиях также дважды удалось переделывать условно-рефлекторную деятельность, а попытка 3-й переделки вызывала срывы высшей нервной деятельности, напоминавшие невротические состояния [14].

У незимоспящих и зимоспящих скорость двигательного-оборонительных условных рефлексов на световые и звуковые положительные раздражители приблизительно одинакова. Однако динамика дифференцировочного торможения у незимоспящих на всех этапах его выработки была волнообразной и потребовалось почти вдвое больше случаев неподкреплений по сравнению с зимоспящими.

Таким образом, быстрое формирование дифференцировочного торможения у диких грызунов в активный период, вероятно, тесно связано с экологической специализацией вида в дикой природе, где стереотипно представлена сложная межаппаратная и внутрианализаторная картина интеграции.



ЛИТЕРАТУРА

1. Карманова И.Г. Преобразование цикла сна при погружении в спячку арктического суслика (*Citellus parryi*) / И.Г. Карманова, А.И. Белич, Ю.Ф. Пастухов, И.Е. Чепкасов // Ж.эвол.биохим. и физиол. -Т.19. -1983 - №1. - С.78-73
2. Карманова И.Г. Первичный сон позвоночных и его роль в генезе гипобриоза пойкилотермных и зимней спячке млекопитающих / И.Г. Карманова / Ж.эвол.биохим. и физиол. -Т. 20. -1984. -№1. -С. 49-51
3. Виноградов Б.С. Звери Таджикистана / Б.С. Виноградов, Е.Н.Павловский, К.К. Флеров // -М.; Л.: Изд-во АН СССР. - 1935. -237 с.
4. Виноградов Б.С. Грызуны Таджикистана / Б.С.Виноградов, А.И.Иванов // Душанбе: Изд-во АН Тадж. ССР. - 1945. -148 с.
5. Давыдов Г.С. Грызуны Северного Таджикистана / Г.С. Давыдов // Душанбе: Изд-во АН Тадж.ССР.- 1964. -270 с.
6. Калабухов Н.И. Спячка животных / Н.И. Калабухов // -М.: Наука. - 1985. -285с.
7. Кашкаров Д.Н. Экологические наблюдения над жёлтым сусликом / Д.Н.Кашкаров, Л.В.Соколова // -Ташкент. - 1927. -127с.
8. Слоним А.Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих / А.Д. Слоним / М.:Л.: Изд-во АН СССР. -1961. -423с.
9. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных / А.Д. Слоним / Л.: Наука. -1979. -Ч.1. -439с.
10. Слоним А.Д. Частная экологическая физиология млекопитающих / А.Д. Слоним / М.:Л.: Изд-во АН СССР.- 1962.-489с.
11. Штарк М.Б. Мозг зимнеявляющихся / М.Б. Штарк / Новосибирск: наука. -1970. -240с.
12. Пашутин В.В. Курс общей и экспериментальной патологии / В.В. Пашутин / Т.2, Ч.1, С-Пб., -1902. -1726с.
13. Реймов Р. Некоторые особенности высшей нервной деятельности сусликов в естественных условиях / Р. Реймов / Ж. высш. нервн. деят. -1960. -Т.10. -№6. -С. 903-907
14. Нуритдинов Э.Н. Пространственный анализ у морских свинок разного возраста до и после энуклеации / Э.Н.Нуритдинов, Х. Мамакулова // – В кн.: Действие различных факторов на структуру и функцию организма животных. Душанбе: Изд-во Таджик. ун-та, -1986. -103 с.

Summary

Mobility of nervous processes in yellow gopher in active period of his life *(experimental work)*

M.Yo. Holbegov, M.B. Ustoev, E.N. Nuritdinov, S.A. Choriev

The article presents the facts of developing motor-defensive conditioned reflexes and alteration of the conditioned reflex activity of the visual and auditory analyzers. It is shown that gophers after repeated transformation of the signal value of conditioned stimuli neurotic states is observed

Key words: yellow gopher, a conditioned reflex, visual and auditory analyzer

АДРЕС ДЛЯ КОРРЕСПОНДЕНЦИИ:

М.Ё. Холбеков - заведующий кафедрой биологии с основами генетики ТГМУ;
Таджикистан, г.Душанбе, пр. Рудаки-139, Тел: (+992) 600-36-55 E-mail: biotajmed@rambler.ru