

ივანე ჯავახიშვილის სახელობის თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

ანა სტამატელი

ზუსტ და საბუნებისმეტყველო მეცნიერებათა ფაკულტეტი
ბიოლოგიის მიმართულება

*დორსალური ჰიპოკამპის კოაგულაციის გავლენა
თეთრ ვირთაგვათა ქცევებზე*

ს ა დ ო ქ ტ ო რ ო დ ი ს ე რ ტ ა ც ი ა

პროგრამის ხელმძღვანელი,
თსუ ასოცირებული პროფესორი,
ბიოლ. მეცნ. დოქტორი

სულხან ცაგარელი

სამეცნიერო ხელმძღვანელი
თსუ ასოცირებული პროფესორი,
ბიოლ. მეცნ. დოქტორი

სულხან ცაგარელი

თბილისი 2011 წელი

სარჩევი

შესავალი.....	2
თავი 1 ლიტერატურის მიმოხილვა.....	5
1.1. ჰიპოკამპის ანატომია.....	5
1.2. ჰიპოკამპის აფერენტული და ეფერენტული კავშირები.....	9
1.3. ჰიპოკამპი და მეხსიერება.....	12
1.4. ჰიპოკამპის როლი ქცევის კონტროლში.....	13
1.5. ჰიპოკამპი და ემოციები.....	14
თავი 2 კვლევის ობიექტი და მეთოდები.....	17
2.1. კვლევის ობიექტი.....	17
2.2. ოპერაციის მეთოდის და მორფოლოგიური კონტროლი.....	17
2.3. ექსპერიმენტის დაგეგმვა.....	17
2.4. ექსპერიმენტის შედეგების სტატისტიკური ანალიზი.....	19
თავი 3 დორსალური ჰიპოკამპის კოაგულაციის გავლენა აქტიური თავდაცვითი ქცევის ფორმირებაზე და განმტკიცებული ქცევის შენარჩუნებაზე.....	21
3.1. ექსპერიმენტის დაგეგმვა და ჩატარების მეთოდის.....	21
3.2. ექსპერიმენტის შედეგები.....	25
თავი 4 დორსალური ჰიპოკამპის კოაგულაციის გავლენა დაყოვნებული ქცევის ფორმირებაზე.....	42
4.1. დაყოვნებული რეაქციის მეთოდის.....	42
4.2. ექსპერიმენტის შედეგები.....	46
4.3. ინტაქტურ ცხოველთა განსჯითი ქცევა.....	52
4.4. ახალქერქ და ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველთა განსჯითი ქცევები.....	56
თავი 5 დორსალური ჰიპოკამპის კოაგულაციის გავლენა ვირთაგვითა ფიქსირებული განწყობის ფორმირებაზე.....	58
5.1. ფიქსირებული განწყობის გამომუშავების მეთოდის.....	58
5.2. ექსპერიმენტის შედეგები.....	60
თავი 6 ცხოველთა ტესტირება ღია ველში.....	65
თავი 7 კვლევის შედეგების განსჯა.....	91
დასკვნები.....	100
გამოყენებული ლიტერატურა.....	102

შესავალი

თემის აქტუალობა

ქვევითი აქტების კანონზომიერებათა დადგენა და მათი განხორციელებისას თავის ტვინის სხვადასხვა სტრუქტურის ფუნქციური როლის გამოკვლევა წარმოადგენს ნეირობიოლოგიის ერთ-ერთ უმნიშვნელოვანეს პრობლემას. ლიმბური სისტემა, როგორც ერთიანი ინტეგრალური სისტემა, ციტოარქიტექტონიკური აღნაგობის მიხედვით პრინციპულად განსხვავებულ სტრუქტურებს მოიცავს რაც მის ფუნქციურ სირთულეზე მიუთითებს. ლიმბურ სისტემას მიაკუთვნებენ თავის ტვინის იმ სტრუქტურებს, რომლებიც მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ცხოველთა ემოციურ-მოტივაციური ქცევების რეალიზაციაში. მეორეს მხრივ, ლიმბურ სისტემაში გაერთიანებულია დასწავლისა და მეხსიერების პროცესთა ორგანიზაციაში მონაწილე სტრუქტურები. ერთ-ერთ ასეთ სტრუქტურას წარმოადგენს ჰიპოკამპი, „ლიმბური სისტემის გული“, რომელიც დიდი ხანია იყრბობს ნეიროანატომია და ნეიროფიზიოლოგია ყურადღებას. დღეს ჰიპოკამპის ფუნქციის კვლევაში აქტიურად არიან ჩართულნი ნეირომეცნიერებათა სხვადასხვა მიმართულების წარმომადგენლები. შეიქმნა საერთაშორისო სამეცნიერო ჟურნალი „ჰიპოკამპუსი“, რომელშიც რეგულარულად ქვეყნდება სტატიები ჰიპოკამპის ფუნქციის შესახებ. ჰიპოკამპით დაინტერესებაზე თვალნათლივ მეტყველებენ პუბლიკაციები, რომელთა რიცხვმა XX საუკუნის ბოლოს 20 ათასს გადააჭარბა. გადაუჭარბებლად შეიძლება ითქვას, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემის არცერთი სტრუქტურა არ შეისწავლება ისე ინტენსიურად, როგორც ჰიპოკამპი. აღსანიშნავია ისიც, რომ მკვლევარები ხშირად იმეორებენ ჯ. გრინის ნათქვამს „ჰიპოკამპი თავის ტვინის ფუნქციურად ამოუცნობი სტრუქტურაა“. ე. გრაშტინი აღნიშნავდა, რომ ჰიპოკამპის ფუნქციის შესწავლა ყველაზე რთული ამოცანაა თავის ტვინის ფიზიოლოგიის პრობლემათა ამოხსნის გზაზე, რამეთუ ნებისმიერ ექსპერიმენტულ და კლინიკურ მიდგომას დრამატულ შედეგებამდე მივყავართ. როდესაც მკვლევარი იმ მრავალრიცხოვანი ლიტერატურის გაცნობას დააპირებს, რომელიც ჰიპოკამპის ფუნქციას უკავშირდება, გაოცებას იწვევს არა მხოლოდ მოსაზრებათა სიმრავლე, არამედ მათი ურთიერთსაწინააღმდეგო და ურთიერთგამომრიცხავი ხასიათი.

კვლევის მიზანი

საკვალეოფიკაციო შრომის მიზანს წარმოადგენს ზოგიერთი კოგნიტური პროცესების განხორციელებაში, რომლებიც ვლინდება გარემოს სხვადასხვა პირობებში ქცევის თვითორგანიზაციაში, დორსალური ჰიპოკამპის ფუნქციური როლის გარკვევა. ამ მიზნით გადავწყვიტეთ შეგვესწავლა მარტივ და რთულ ექსპერიმენტულ ვითარებაში დორსალური ჰიპოკამპის ბილატერალური კოაგულაციის გავლენა ახალი ინფორმაციის გადამუშავებაზე და გადამუშავებული ინფორმაციის აღწარმოებაზე. ცდები ტარდებოდა აქტიური თავდაცვითი და საკვებმოპოვებითი ქცევების გამომუშავებაზე.

შევისწავლეთ ვირთაგვათა ელემენტარული განსჯითი ქცევები T-მაგვარ ლაბირინთში და დავადგინეთ თუ რა როლს ასრულებს დორსალური ჰიპოკამპის კოაგულაცია განსჯითი ქცევის შემდეგ მიღებულ გადაწყვეტილებაზე. მეხსიერების შესასწავლად გამოვიყენეთ პირდაპირი დაყოვნებული რეაქციის მოდიფიცირებული

მეთოდი საკვების კომპლექსურ აღქმაზე. დავადგინეთ კავშირი მესხიერების ხანგრძლივობასა და საკვების მოპოვების ქაოტურ და ოპტიმალურ ალგორითმებს შორის. სპეციალურ ექსპერიმენტულ კაბინაში დ. უხნაძის მიერ შემოთავაზებული ფიქსირებული განწყობის მეთოდის გამოყენებით გადავწყვიტეთ შეგვესწავლა დორსალური ჰიპოკამპის კოაგულაციის გავლენა ვირთაგვათა ქცევაზე.

ცნობისმოყვარეობის და შიშის დადგენა ხდებოდა ყოველი ექსპერიმენტის დაწყებამდე და დამთავრების შემდეგ ღია ველში ტესტირებით.

კვლევის ამოცანები

ზემოთ აღნიშნული მიზნის განსახორციელებლად დაგეგმირდა გადაგვეწყვიტა რიგი კონკრეტული ამოცანა:

1. დორსალური ჰიპოკამპის ბილატერალური კოაგულაციის გავლენა აქტიური თავდაცვითი ქცევის ფორმირებაზე და განმტკიცებული ქცევის შენარჩუნებაზე ექსპერიმენტის სხვადასხვა პირობებში.
2. დორსალური ჰიპოკამპის ბილატერალური კოაგულაციის გავლენა საკვებმოპოვებითი ქცევის გაავტომატებაზე.
3. დორსალური ჰიპოკამპის ბილატერალური კოაგულაციის გავლენა დაყოვნებული ქცევის ფორმირებაზე.
4. ვირთაგვათა ელემენტარული განსჯითი ქცევა T-მაგვარ ლაბირინთში.
5. დორსალური ჰიპოკამპის ბილატერალური კოაგულაციის გავლენა ვირთაგვათა ფიქსირებული განწყობის ფორმირებაზე.
6. ინტაქტურ და ოპერირებულ ცხოველთა ტესტირება ღია ველში.

ნაშრომის მეცნიერული სიახლე

1. პირველად არის გაანალიზებული დორსალური ჰიპოკამპის როლი ვირთაგვათა განსჯით ქცევებში და დადგენილია სწორი სვლების რაოდენობა განსჯის შემდეგ.
2. ექსპერიმენტალურად პირველად იქნა დადგენილი, რომ ვირთაგვებს აქვთ უნარი გამოიმუშაონ ფიქსირებული განწყობა. დადგენილია დორსალური ჰიპოკამპის კოაგულაციის გავლენა ფიქსირებული განწყობის გამომუშავებაზე.
3. მოხდა საკვების კომპლექსურ აღქმაზე პირდაპირი დაყოვნებული რეაქციის მეთოდის მოდიფიცირება. დაყოვნებამდე ქცევაში ცხოველებს მიეცემა ორი საკვებურიდან ერთ-ერთში საკვების პოვნის საშუალება. მათ შეეძლოთ მიერბინათ ცარიელ საკვებურთან და გაეკეთებინათ კორექცია. ან პირიქით მისულიყვნენ საჭმლიან საკვებურთან და მერე ცარიელთან. შეეძლოთ დაბრუნებულიყვნენ სასტარტო განყოფილებაში. ფიქსირდებოდა საკვების მოპოვების ქცევითი ალგორითმი. მოვახდინეთ ალგორითმების კლასტერიზაცია ქაოტურ და ოპტიმალურად. ქაოტური ალგორითმით ცხოველი საკვებს შემთხვევით მოიპოვებს. ოპტიმალური ალგორითმით კი ცხოველმა იცის რა უნდა გააკეთოს. ის შეუცდომლად პოულობს საკვების მდებარეობას სივრცეში. ორივე ალგორითმის განხორციელებისას ვადგენდით მესხიერების მაქსიმუმს.

ნაშრომის თეორიული და პრაქტიკული მნიშვნელობა

შრომა განეკუთვნება ფუნდამენტალური გამოკვლევების რიცხვს. ექსპერიმენტულ შედეგებს და მასზე დაფუძნებულ ძირითად დებულებებს აქვთ როგორც თეორიული, ისე პრაქტიკული მნიშვნელობა. დადგენილია დორსალური ჰიპოკამპის მონაწილეობა ვირთაგვათა ფიქსირებული განწყობის ფორმირებაში. დორსალური ჰიპოკამპი აგრეთვე მონაწილეობს ცხოველთა ელემენტარულ განსჯით ქცევებში.

შემოთავაზებულია დროით-სივრცული პროგრამა ცდის პირობების სტანდარტიზაციისათვის დაყონებული რეაქციების პირდაპირი და არაპირდაპირი ვარიანტებით მეხსიერების შესასწავლად. დაყონებული ქცევის მოდიფიცირებული მეთოდის საფუძველზე ცხოველებს ეძლევათ დაყონებამდელ რეაქციაში მოქმედების თავისუფლება. შესაძლებლობა იმისა, რომ თვითონ იპოვონ საჭმელი ორი საკვებურიდან ერთ-ერთში. ჩნდება ცხოველთა ქცევის ალგორითმულად აღწერის შესაძლებლობა. შემოთავაზებული მეთოდი შეიძლება გამოყენებულ იქნას სხვადასხვა სახეობის ცხოველებზე ექსპერიმენტის ჩატარებისას, აგრეთვე თავის ტვინის სხვადასხვა სტრუქტურების კვლევაში, რაც უდავოდ გაამდიდრებს შედარებითი ნეიროფიზიოლოგიის საკითხებს მეხსიერების და ქცევის ადაპტაციის ფორმირების შესახებ.

კვლევის შედეგები შეიცავს ახალ ცნობებს დორსალური ჰიპოკამპის ფუნქციური როლის შესახებ ცხოველთა ცნობისმოყვარეობისა და შიშის ემოციურ მდგომარეობაში, რაც პრაქტიკული თვალსაზრისით არის მნიშვნელოვანი.

დისკრიმინაციული ანალიზის საშუალებით გამოვლენილია კორელაციები იმ ქცევით პარამეტრებს შორის, რომლებიც საშუალებას აძლევენ ცხოველს განახორციელოს გარემო პირობებთან შეგუების თვითრეგულაციური მექანიზმი, რაც აფართოებს თეორიულ წარმოდგენებს ქცევის ევოლუციის ნეირობიოლოგიური თვალთახედვით.

ნაშრომში წარმოდგენილი მასალა აღრმავეს ცოდნას დორსალური ჰიპოკამპის როლის შესახებ ნეიროფსიქოლოგიური მიმართულებით. შრომის შედეგები შეიძლება გამოყენებული იქნას ნეიროფიზიოლოგიის, ნეიროფსიქოლოგიის და ნეიროპათოლოგიების სასწავლო კურსების წაკითხვისას, ბიოლოგიური, სამედიცინო და ფსიქოლოგიური პროფილის უმაღლეს სასწავლებლებში.

თავი 1 ლიტერატურის მიმოხილვა

1.1. ჰიპოკამპის ანატომია

ჰიპოკამპი და ჰიპოკამპალური ფორმაცია განსხვავებული ცნებებია. ჰიპოკამპალურ ფორმაციაში შედის ამონის რქა, დაკბილული ფასცია, ფიმბრია, სუბიკულუმი, პრე- და პოსტსუბიკულუმი და ენტორინალური ქერქი. საკუთრივ ჰიპოკამპი ორკომპონენტიანი წარმონაქმნია და მიეკუთვნება ამონის რქა და დაკბილული ფასცია. ძუძუმწოვრებს აქვთ კარგად განვითარებული ჰიპოკამპი, რომელიც მოთავსებულია საფეთქლის ქერქის ქვეშ და წარმოქმნილია ნახევარსფეროების მედიალური ნაოჭით. ლატერალური მხრიდან ჰიპოკამპი ტვინის გვერდითი პარაკუჭების ქვედა რქის ზედაპირს ესაზღვრება. ამონის რქასა და დაკბილულ ფასციას ერთმანეთთან მჭიდროდ მიჯრილი რკალების სახე აქვთ, რომლებიც კაუდო-ვენტრალური მიმართულებით გრძელდებიან და როსტრალურად ირკალებიან.

ჰიპოკამპის ნეირონებისა და მისი ციტოარქიტექტონიკის ამომწურავი აღწერა მოცემული იყო კახალისა (Cajal, 1955) და ლორენტე დე ნოს (Lorente de No, 1934) შრომებში. საკუთრივ ჰიპოკამპი წარმოადგენს უჯრედების მკვრივ ლენტს, რომელიც მიემართება დორსოვენტრალურად (უმდაბლეს ძუძუმწოვრებში) ან წინა-უკანა (პრიმატებში) მიმართულებით. ჰიპოკამპში არის ტიპური პირამიდული ნეირონები გრძელი აპიკალური დენდრიტებით, რომლებიც ორიენტირებულია უჯრედული შრის სიბრტყის მკაცრად პარალელურად და გადის დატოტვილი ბაზალური დენდრიტებით საწინააღმდეგო მიმართულებით.

კახალი ჰიპოკამპს ორ ძირითად განყოფილებად regio superior და regio inferior-ად ყოფდა. ლორენტე დე ნომ გამოყო ჰიპოკამპის 4 ძირითადი ველი (CA₁-CA₄). ეს კლასიფიკაცია ამჟამადაც ხშირად გამოიყენება. ლორენტე დე ნოსაგან განსხვავებით როზე (Roze, 1928) და ფილიმონოვი (Филимонов, 1949) გამოყოფდა 5 ველს (h₁-h₅). h₁ ველი მდებარეობს სუბიკულუმის საზღვარზე და მისგან განსხვავდება უფრო ვიწრო ქერქული ფირფიტით. h₂ ველი ესაზღვრება h₁ ველს, გამოირჩევა ჰიპერქრომატიულობით და პირამიდული უჯრედების მჭიდრო განლაგებით. უფრო წინ არის განლაგებული h₃, h₄ და h₅ ველები, რომლებშიც პირამიდული უჯრედები სულ უფრო და უფრო შორიშორს არის მოთავსებული. მდრღნელებს ახასიათებთ მკვეთრად გამოხატული დორსალური და ვენტრალური ჰიპოკამპი. მტაცებლებში დორსალური ჰიპოკამპი მნიშვნელოვნად არის შემცირებული და წანაცვლებულია კაუდალური მიმართულებით, ხოლო ვენტრალური ჰიპოკამპი საკმაოდ კარგად არის განვითარებული.

CA₁ ველში პირამიდული უჯრედები ძალზე მჭიდროდაა განლაგებული და გაერთიანებულია ორ, ზედაპირულ და ღრმა შრეში. მათი სხეულები არ არის დიდი, აპიკალურ დენდრიტებს კი გააჩნიათ მხოლოდ წვრილი გვერდითი განშტოებები. აპიკალური დენდრიტები მნიშვნელოვნად სცილდებიან სხეულს და მხოლოდ str. lacunosum-moleculare-ში იტოტებიან დიქოტომიურად. პირამიდული ნეირონების წვრილი აქსონები მართი კუთხით იყოფიან ორ შტოდ, რომელთაგანაც ერთი მიემართება პოსტკომისურული ფორნიქსისაკენ, მეორე კი ენტორინალური ქერქისაკენ.

CA₂ ველის პირამიდული ნეირონები გაცილებით დიდი ზომისაა და არ არის ისე მჭიდროდ განლაგებული, როგორც CA₁ ველში. მათი მძლავრი აპიკალური დენდრიტები ქმნიან ბიფურკაციას უჯრედის სხეულთან (str. radiatum-ში) ახლოს

აქსონები CA₁ ველის პირამიდების მსგავსად მიემართებიან, აპიკალური დენდრიტები კი CA₁ ველის პირამიდული უჯრედების მსგავსად დაფარულნი არ არიან ქიცვებით. CA₂ ველი CA₁ და CA₃ ველებს შორის არის განლაგებული. ეს ველი იღებს კოლატერალებს პრესუბიკულუმიდან.

CA₃ ველის პირამიდული უჯრედები ძალზედ დიდიან. ისინი CA₁ ველის პირამიდული ნეირონებისაგან განსხვავებით ნაკლებად კომპაქტურად არიან განლაგებულნი. მათი მძლავრი აპიკალური დენდრიტები უჯრედის სხეულთან ქმნიან ბიფურკაციას. პროქსიმალური ნაწილის ქიცვისებური გამონაზარდები ხავსისებური ბოჭკოების სინაპსებთან კონტაქტირებენ. პირამიდული ნეირონების გრძელი აქსონები ფიმბრიის გავლით პრეკომისურული ფორნიქსისაკენ მიემართებიან. ისინი CA_{3b} და CA_{3c} ქვეველებიდან სქელ, მიელინიზებულ შაფერის კოლატერალებს CA₁ ველისაკენ აგზავნიან. ვირთაგვებში რაოდენობრივი კვლევით დადგინდა, რომ CA₃ ველი შეიცავს 330 000 პირამიდულ უჯრედს (Taupin, 2007).

CA₄ ველის მოდიფიცირებული პირამიდული უჯრედები შედარებით დაბალორგანიზებულობით გამოირჩევიან. მათი აქსონები ფიმბრიაში მიემართებიან, მაგრამ ყველა მათგანი არ აგზავნის შაფერის კოლატერალებს CA₁ ველისაკენ. აქ არ არის კალათისებური უჯრედები.

CA₁ და CA₂ ველები მნიშვნელოვნად არის წარმოდგენილი ჰიპოკამპის დორსალურ ნაწილში, CA₂ ველთან მჭიდროდაა დაკავშირებული ფიმბრიის ბოჭკოვანი სისტემა. CA₃ და CA₄ ველების ძირითადი უჯრედული მასა განლაგებულია ვენტრალური ჰიპოკამპის დაღმავალ რქაში.

ჩამოთვლილი ველებიდან CA₂ ველი შედარებით პატარაა. ბლექსტადი (Blackstad et al. 1970) თვლის CA₂ ველს CA₁ ველის განაპირა, გარდაღმავალ ზონად. მაგრამ ენჯვინმა (Angevine, 1965) აჩვენა, რომ ემბრიოგენეზში ეს ველი პირველი ყალიბდება, როგორც გამყოფი შემდეგ წარმოქმნილი CA₃ და CA₁ ველებს შორის, ხოლო მაკ ლარდი (Mc Lardy, 1968) მიუთითებს ამ ზონის ამოვარდნაზე პრიმატების ჰიპოკამპის uncus უბანში.

ამგვარად ჰიპოკამპის ტიპური ველებია CA₁ და CA₂. ჰიპოკამპის მორფოლოგიურად ორ ძირითად განყოფილებად დაყოფა ემყარება აგრეთვე ფაქტს, რომ CA₃₋₄ ველები დაკავშირებულია ხავსისებურ ბოჭკოებთან, ხოლო CA₁₋₂ ველები არ იღებენ გრანულარული უჯრედების აქსონებს. ეს დაყოფა დადასტურდა რიგი ბიოქიმიური და ფიზიოლოგიური კრიტერიუმებით. შეიძლება ჩაითვალოს, რომ კახალის მიერ ჰიპოკამპის დაყოფა regio superior და regio inferior-ად უდავოდ სწორია.

პირამიდული უჯრედების გარდა ჰიპოკამპში არის მოკლე აქსონებიანი პოლიმორფული უჯრედები, რომელთა შორისაც ლორენტე დე ნო გამოყოფდა 12 ტიპს. მათგან ყველაზე ცნობილია კალათისებური უჯრედები, რომლებსაც პირამიდული შრის მახლობლად ან მასში, აქვთ ფართოდ დატოტვილი ჰორიზონტალური დენდრიტები და პირამიდული უჯრედების გარშემო ქმნიან მძლავრ კალათისებურ წნულებს. აღწერილია ორი ტიპის კალათისებრი უჯრედები, რომელთაც აქვთ გრძელი აპიკალური დენდრიტი, ისინი მიდის ისევე, როგორც პირამიდების დენდრიტები. ეს უჯრედები გამოირჩევა იმით, რომ CA₃ ველში არ იღებენ კონტაქტებს დაკბილული ფასციისაგან, არ იძლევიან შაფერის კოლატერალებს და ქმნიან ტიპურ კალათისებურ აქსონურ წნულს. კალათისებურ უჯრედთა რაოდენობა პირამიდულუბზე გაცილებით ნაკლებია და მათ შორის თანაფარდობაა 1 : 200 ან 1 : 500 (Andersen et al. 1964). კალათისებური ნეირონების გარდა ჰიპოკამპში აღწერილია ჰორიზონტალური ნეირონების სხვადასხვა ტიპები, რომელთა დენდრიტები და აქსონები იტოტება ჰორიზონტალურ სიბრტყეში და აერთიანებენ პირამიდული უჯრედების ერთნაირ დენდრიტულ დონეებს. აღწერილია

სხვა ტიპის უჯრედებიც ორ შტოდ გაყოფილი აქსონით, რომლებიც ადის ერთი და იგივე პირამიდების აპიკალური და ბაზალური დენდრიტებისაკენ. ამგვარად ისინი აერთიანებენ ერთი ნეირონის სხვადასხვა სინაპსურ დონეს (Purpura, Pappas, 1968).

საკუთრივ ჰიპოკამპს მიეკუთვნება დაკბილული ფასცია, რომელსაც სმიტი (Elliot, 1896) განიხილავდა როგორც ზედაპირული ქერქული შრეების ლოკალურ ჰიპერტროფიას. იგი წარმოადგენს ერთ შრეს, რომელიც შედგება მჭიდროდ განლაგებული გრანულარული უჯრედებისაგან. ისინი ერთნაირია და არ იძლევა მისი სუბერთეულებად დაყოფის საფუძველს. გრანულარული უჯრედების დენდრიტები უჯრედების სხეულების მახლობლად ქმნიან მრავალ განშტოებას და მიმართულია ფასციის შიდა ზედაპირისაკენ. საწინააღმდეგო მხრიდან ჰიპოკამპის მიმართულებით მიდის ძალიან წვრილი (0,1 მკ) არამიელინიზირებული აქსონები, რომლებიც უჯრედის სხეულთან ახლოს იწყებენ განშტოებას. დაკბილული ფასცია წარმოადგენს ჰიპოკამპის შიდა რელეს. გრანულარული უჯრედების არც ერთი აქსონი არ გადის თავისი მხარის ჰიპოკამპის გარეთ საპროექციო ან კომისურული გზების შემადგენლობაში (Cajal, 1955; Bleckstad et al. 1970). ეს სტრუქტურა ჰიპოკამპის regio inferior-ის მიმართ აფერენტულია და მისი აქსონების პირამიდებთან კონტაქტები წარმოადგენენ ჰიპოკამპის სტრუქტურული და ფუნქციონალური ნიშნების მიხედვით დაყოფის მნიშვნელოვან კრიტერიუმს. როგორც საკუთრივ ჰიპოკამპში, გრანულარული უჯრედების ორივე მხარეს განლაგებულია მრავალრიცხოვანი მოკლე აქსონიანი ნეირონი, რომელთა ფორმები განსაკუთრებით მრავალრიცხოვანია პოლიმორფულ შრეში. პოლიმორფული შრის უჯრედების ნაწილი როგორც ჩანს ჰიპოკამპის კალათისებრი უჯრედების ანალოგიურია და ქმნის მძლავრ ტერმინალურ წნულებს გრანულების სხეულების გარშემო.

საკუთრივ ჰიპოკამპში შეიძლება გამოიყოს შემდეგი შრეები (Cajal, 1955):

1. *Stratum moleculare* (მოლეკულური შრე) - წარმოქმნილია პირამიდული უჯრედების ჰორიზონტალურად მიმართული აპიკალური დენდრიტების განტოტვილი ტერმინალებით. იგი შეიცავს მრავალრიცხოვან ნერვულ ბოჭკოს და შედარებით მცირე რაოდენობით უჯრედულ ელემენტებს. პირამიდული უჯრედების აპიკალური დენდრიტების ტერმინალების გარდა ამ შრეში განლაგებულია სუბიკულუმიდან მომავალი ბოჭკოები და ამავე შრის მცირერიცხოვანი უჯრედების მოკლე აქსონები, რომლებსაც მოლეკულური შრის პარალელური მიმართულება აქვთ. მოლეკულურ შრეში მთავრდება ენტორინალური ქერქიდან მომავალი ამონის ტრაქტის გადაჯვარედინებული და მაპერფორირებული აქსონები.

2. *Stratum lacunosum* (ლაკუნოზური შრე) - წარმოდგენილია პირამიდული უჯრედების აპიკალური დენდრიტების განშტოებული დეროებით. იგი შეიცავს არარეგულარულად განლაგებულ უჯრედებსა და მრავალრიცხოვან აქსონებს. აქსონთა ნაწილი ლაკუნოზური შრის უჯრედიდან გამოსვლისთანავე ჰორიზონტალური მიმართულებით ვრცელდება და ამავე შრეში მთავრდება, ნაწილი მოლეკულური შრისაკენ მიემართება, ნაწილი კი ტრანზიტული, სათავეს ჰიპოკამპის ქვედა უბნებიდან იღებს და სუბიკულუმს აღწევს. *Str. lacunosum*-ში მთავრდება პერფორირებული და გადაჯვარედინებული ტრაქტები მედიალური ენტორინალური ქერქიდან. ამავე შრის CA₁ უბანში მთავრდება CA₃ ველის პირამიდებიდან მომავალი შაფერის კოლატერალებიც. ლაკუნოზური შრე განსაკუთრებით კარგადაა გამოხატული CA₂ ველში, რაც შაფერის კოლატერალების დიდი რაოდენობით ტერმინალების არსებობასთან არის დაკავშირებული.

3. *Stratum radiatum* (რადიალური შრე) - მისთვის დამახასიათებელია უჯრედთა ფაშარი განლაგება და ბოჭკოთა დიდი რაოდენობა. ამ შრეში განლაგებულია

პირამიდული ნეირონების აპიკალური დენდრიტების ღეროთა განშტოებული ნაწილები. ამ განშტოებების პროქსიმალურ ნაწილზე, CA₃-CA₄ ველებში მთავრდება ხავსისებური ბოჭკოების გიგანტური აქსონები, რომლებიც დაკბილული ფასციიდან მოემართებიან. რადიალური შრის დისტალურ ნაწილში კომისურული ბოჭკოების სინაპსები და სეპტუმიდან მომავალი ბოჭკოებია განლაგებული, აქვე გვხვდება მოკლეაქსონიანი ნეირონებიც.

4. Stratum piramidale (პირამიდული შრე) - წარმოდგენილია 3-4 რიგად, მჭიდროდ განლაგებული პირამიდული უჯრედებით, რომლებიც, ნეოკორტექსის პირამიდებისაგან განსხვავებით, ხისებურ დენდრიტულ განშტოებას იძლევიან როგორც ზედაპირის (str. moleculare), ასევე ღრმად მდებარე უბანთა მიმართულებით. ასეთი აგებულების გამო მათ ხშირად “ორმაგ პირამიდებს” უწოდებენ. პირამიდული შრის ზედაპირული უჯრედები უფრო მცირე ზომისაა, ვიდრე შიდა შრის ნეირონები. პირამიდული უჯრედების სომათა შრის სინაპსები არ აღინიშნება. პირამიდათა აქსონები მიემართებიან str. alveus-ისაკენ და იძლევიან განშტოებებს. მათი ნაწილი განჭოლავს str. alveus-ს და დიენცეფალონისა და ტელენცეფალონის სხვადასხვა უბნებისაკენ მიემართება, ზოგიერთი მათგანი კი str. alveus-ში იტოტება და გამტარ გზებს ქმნის, რომელთა შორის განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი თაღისაკენ მიმავალი გზაა.

5. Stratum oriens მასში განლაგებულია ჰიპოკამპის პირამიდების ბაზალური დენდრიტები, პირამიდული ნეირონების აქსონთა საწყისი სეგმენტები და მოკლეაქსონიანი პოლიმორფული (კალათისებური) უჯრედები. str. oriens-ის უჯრედები ახალი ქერქის ღრმა შრეთა უჯრედებს შეესაბამება. მათი აქსონები პირამიდული შრისაკენ მიემართებიან, ზოგიერთი მათგანი კი მოლეკულურ შრესაც აღწევს. პირამიდული უჯრედების აქსონების კოლატერალები, შაფერის კოლატერალები str. oriens-ში იღებენ სათავეს, str. lacunosum-ში ბრუნდებიან და ძირითად გზას ქმნიან, რომლის საშუალებითაც ჰიპოკამპის CA₃ და CA₄ ველების პირამიდული უჯრედები გავლენას ახდენენ CA₁ ველის პირამიდული ნეირონების აქტივობაზე. ხშირად str. oriens ორ ნაწილად ყოფენ - ზედა (განლაგებულია პირამიდული შრის ქვემოთ) და ქვედა (განლაგებულია ალვეუსის საზღვარზე) ნაწილებად.

6. Stratum alveus (თეთრი ნივთიერების შრე) - განლაგებულია ჰიპოკამპის ვენტრიკულარულ ზედაპირზე და ძირითადად წარმოდგენილია ჰიპოკამპის ველთა პირამიდების ჰორიზონტალურად მიმართული მიელინიზირებული და სხვა უბნებიდან მომავალი აქსონებისაგან. აქვე გვხვდება პოლიმორფული უჯრედები, რომლებიც ალბათ str. oriens-იდან არის გადმონაცვლებული.

ჰიპოკამპის მე-7 შრე, ეპითელიალური შრე გვერდითი პარაკუჭების კედელს წარმოადგენს და ხშირად არც განიხილება ჰიპოკამპის ნეირონალურ ორგანიზაციაზე მსჯელობისას.

CA₃ - CA₄ ველებში გამოიყოფა კიდევ ერთი დამატებითი შრე, str. ludicum, სადაც დაკბილული ფასციიდან მომავალი ხავსისებური ბოჭკოები მთავრდება.

დაკბილული ფასცია შედგება სამი შრისაგან:

1. Stratum moleculare - აქ განლაგებულია უჯრედთა უმნიშვნელო რაოდენობა. იგი შეიცავს დაკბილული ფასციის გრანულარული უჯრედების აპიკალურ დენდრიტებსა და აფერენტულ ბოჭკოებს ენტორინალური ქერქიდან. აღნიშნული აფერენტული ბოჭკოები განსაზღვრული თანამიმდევრობით ბოლოვდებიან: მოლეკულური შრის გარეთა მესამედში განლაგებულია ენტორინალური ქერქის მედიალური ნაწილიდან მომავალი მაპერფორირებული ბოჭკოები, პროქსიმალურ

მესამედში კი მთავრდებიან იპსილატერალური და კომისურული ბოჭკოები ჰილუსიდან – CA₄ ველიდან.

2. *Stratum granulosum* – შედგება მჭიდროდ განლაგებული გრანულარული ნეირონებისაგან, რომლებიც საკუთრივ ჰიპოკამპის პირამიდულ უჯრედებს შეესაბამებიან. გრანულარულ უჯრედებს შორის აღინიშნება ასტროციტული გამონაზარდები. მათი აქსონები დაკბილული ფასციის მოლეკულურ, შემდეგ ჰიპოკამპის მოლეკულური და პირამიდული შრეებისაკენ მიემართებიან, სადაც კახალის მიხედვით, მხოლოდ ჰიპოკამპის ზედა უბნებში მთავრდებიან. *Str. granulosum*-ში უჯრედშორისი სინაპსები არ გვხვდება. მისი ხავსისებური ბოჭკოები *str. polymorphe*-ში მიემართებიან, სადაც წვრილ კოლატერალებს იძლევიან და პოლიმორფული შრის ნეირონების დენდრიტებთან კონტაქტირებენ. ხავსისებური ბოჭკოებისათვის დამახასიათებელია უმნიშვნელო სისქე და მიელინის გარსის უქონლობა. ისინი ქმნიან რა კომებს, სინაპსებით მთავრდებიან ამონის რქის CA₃ ველის *str. radiatum*-ის პირამიდული ნეირონების დენდრიტებზე. *Str. granulosum* – ში მოთავსებულია პოლიმორფული შრის ინტერნეირონების აქსონები.

3. *Stratum polymorphe* –ში ანუ ჰილუსში განლაგებული *str. granulosum* –ის გრანულარული უჯრედების აქსონები. *Stratum polymorphe*-ს მოკლეაქსონიანი პოლიმორფული ნეირონები კავშირს ამყარებენ ამავე შრის სხვა ან გრანულარული შრის ნეირონებთან. გრძელაქსონიანი ნეირონებით ფორმირდება ჰომოლატერალური კომისურული სისტემა, რომელიც დაკბილულ ფასციას მოლეკულურ შრეს უკავშირებს. მოლეკულურ შრეში გრძელაქსონიანი ნეირონები პროქსიმალურ მესამედში მთავრდებიან. პოლიმორფული უჯრედების აქსონთა ნაწილი ჰიპოკამპის *str. alveus*-ს აღწევს.

12. ჰიპოკამპის აფერენტული და ეფერენტული კავშირები

ჰიპოკამპი, ლიმბური სისტემის ერთ-ერთი ძირითადი სტრუქტურა, ფართო კავშირებს ამყარებს ამავე სისტემის სხვა სტრუქტურებთან. იგი აგზავნის ეფერენტებს და იღებს აფერენტებს თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებებიდან.

აფერენტები ენტორინალური ქერქიდან - პერფორირებული გზა. ენტორინალური ქერქი ჰიპოკამპის ქერქული აფერენტების ძირითადი წყაროა (Lorente de No, 1934). ენტორინალური ქერქი ბოჭკოებს ჰიპოკამპის მიმართულებით ორი კომპონენტის სახით აგზავნის. ენტორინალური ქერქის ლატერალური უბანი დასაბამს აძლევს ტემპორო-ჰიპოკამპალურ ტრაქტს (*tractus temporo-ammonicus*), რომელიც ჰიპოკამპისაკენ მიემართება ოთხშრიანი პრესუბიკულუმის (ველი 49), რეტროსპლენიალური უბნის (ველი 29), პრესუბიკულუმის (ველი 27) და სუბიკულუმის გავლით და მთავრდება ჰიპოკამპის CA₁-CA₃ ველების *str. lacunosum-moleculare*-ში. გარდა ამისა, აღნიშნული ტრაქტის ბოჭკოები კვეთენ ჰიპოკამპსა და დაკბილულ ფასციას შორის ღარს და დაკბილული ფასციის *str. moleculare*-სა და CA₃ ველში მთავრდებიან (Zimmer, 1973)

ენტორინალური ქერქის მედიალური ნაწილი დასაბამს აძლევს ტრაქტს საფეთქლის ქერქიდან *alveus*-ისაკენ (*tractus temporo-alveus*), რომელიც მედიალურად და ღორსაღურად მიემართება და *alveus*-ში მთავრდება. ტრაქტის დაბოლოებები მხოლოდ CA₁ ველსა და სუბიკულუმის პირამიდულ უჯრედებზე გვხვდება (Хамильтон, 1984). ენტორინალურ ქერქსა და ჰიპოკამპს შორის დამატებით კავშირს ამყარებს გზა კონტრალატერალური სუბიკულუმიდან, რომელიც ტემპორო-

ჰიპოკამპალურ ტრაქტს კვეთს, გადაჯვარედინდება სიმეტრიულ ტრაქტთან და შეიცავს ბოჭკოებს უკანა ენტორინალური ქერქიდან (Zimmer, 1973).

ჰიპოკამპისა და ენტორინალური ქერქის რეციპროკული კავშირები CA₃ ველიდან იწყება. ისინი ენტორინალური ქერქის მთელ მოცულობაში გვხვდება. ჰიპოკამპის ვენტრალურ უბანთა უმეტესობა ენტორინალური ქერქის ვენტრალურ უბნებს უკავშირდება, ხოლო დორსალური ჰიპოკამპი და ენტორინალური ქერქის დორსალური ნაწილი ასევე მჭიდროდ უკავშირდებიან ერთმანეთს.

აფერენტები სეპტუმიდან. ჰიპოკამპთან ფუნქციურად მჭიდროდ კავშირს სეპტუმის მედიალური და ლატერალური ნაწილები ამყარებენ. მედიალური სეპტუმის უჯრედები ტერმინალებს პრაქტიკულად მთელ ჰიპოკამპში აგზავნიან (Белокриницкий, 1970) ფიმბრიისა და დორსალური თაღის გავლით. სეპტუმის მედიალური ბირთვებიდან ფიმბრიის გავლით მიმავალი ბოჭკოები ძირითადად დორსალური ჰიპოკამპის CA_{3,4} ველის str. oriens და str. radiatum-სა და დაკბილულ ფასციაში მთავრდებიან (Siegel et al. 1974). სეპტუმის ლატერალური ბირთვებიდან წამოსული აფერენტები ფორნიქსის გავლით უპირატესად ვენტრალურ ჰიპოკამპს უკავშირდებიან (Spiegel et al. 1940). ჰიპოკამპის აფერენტების არსებობა სეპტუმიდან დადასტურებული იქნა მრავალრიცხოვანი ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევებით (Полетаева, 1968; Green et al. 1961).

აფერენტები თალამუსის წინა ბირთვებიდან. რეტროგრადული ტრანსპორტის გამოყენებით ნანახი იქნა პირდაპირი პროექციები თალამუსის წინა ბირთვებიდან დორსოკაუდალურ ჰიპოკამპში (Пигарева, Преображенская, 1990).

აფერენტები დიდი ნახევარსფეროების ქერქიდან. არსებობა მონაცემები ნახევარსფეროების ქერქიდან ჰიპოკამპისაკენ მიმავალი პირდაპირი ბოჭკოების არსებობის შესახებ, რომლებიც საფეთქლის ქერქიდან ჰიპოკამპში სუბიკულუმის გავლის შედეგად (Белокриницкий, 1970). დადგენილია, რომ ვირთავების დორსალური ჰიპოკამპის CA₃ ველის როსტრალური პოლუსი პირდაპირ აფერენტებს ღებულობს ქერქის პარიეტალური (კაუდალური ნაწილი, 39), ინსულარული (წინა ველი 14 და 2a ნაწილი), ტემპორალური (სასმენი ველის 41 წილი) და რეტროსპლენიალური უბნებიდან. აღიწერა გზა ნახევარსფეროთა მამოძრავებელი ქერქიდან და ჰიპოკამპალური ხვეულიდან ჰიპოკამპის უკანა დორსალური უბნებისაკენ და მხედველობის ქერქიდან ჰიპოკამპის ცენტრალური ნაწილისაკენ (Shneider, Crosby, 1967.).

აფერენტები ჰიპოთალამუსიდან. ნანახია პირდაპირი გამააქტივებელი კავშირი ჰიპოკამპის CA₁ ველსა და ჰიპოთალამუსს შორის (Казаков и др., 1982). დადასტურებული ჰიპოკამპთან ჰიპოთალამუსის აფერენტების არსებობა (Ониани и др, 1970).

აფერენტები ნათხემიდან. ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა გამოავლინა ორმხრივი კავშირი ჰიპოკამპსა და ნათხემს შორის (Iwata, Snider, 1959). ზოგიერთ ექსპერიმენტში ჰიპოკამპის გაღიზიანებისას ნათხემში დაიკვირვებოდა გამოწვეული პოტენციალები, მაგრამ საპირისპირო ზემოქმედება არ იყო მიღებული. მოგვიანებით დადგენილ იქნა ძველი ნათხემის წინა უბნების პროექციათა არსებობა ჰიპოკამპზე.

ჯერ კიდევ კახალისა და ლორენტე დე ნოს მიერ დეტალურად იქნა აღწერილი თაღის სისტემა, როგორც ჰიპოკამპის ერთადერთი ეფერენტული გზა. მოგვიანებით ნაპოვნი იქნა სხვა აფერენტული გზებიც (Nauta, 1969). იპეკჩიანის მიერ (Ипекчян, 1971) აღწერილი იქნა ჰიპოკამპიდან მომავალი ორი ბოჭკოვანი სისტემა – ფორნიკალური (თაღის გავლით) და ექსტრაფორნიკალური, რომელიც თაღის სისტემის გვერდის ავლით ახალ ქერქში პროეცირდება. დღეისათვის თაღი იმ

ძირითად სტრუქტურად რჩება, რომელიც უზრუნველყოფს რეციპროკულ კავშირს ჰიპოკამპს, სეპტუმს, ჰიპოთალამუსსა და შუა ტვინს შორის. თაღის ბოჭკოთა დიფუზური კომპონენტი ქმნის fornix precomissuralis-ს, ხოლო კომპაქტური კი - პოსტკომისურულ ფორნიქსს - fornix postcomissuralis-ს.

თაღის პროექციული გზები სხვა ჰიპოკამპალურ კავშირებთან ერთად მოიცავენ თაღის დორსალურ სისტემას - fornix dorsalis და ფიმბრიის ბოჭკოვან სისტემას.

დორსალურ თაღში შემავალი ბოჭკოები ძირითადად CA₁ ველის წინა და ნაწილობრივ უკანა განყოფილებათა პირამიდული უჯრედების აქსონებს წარმოადგენენ. ისინი არ იერთებენ ბოჭკოებს ჰიპოკამპის სხვა ველებიდან და პოსტკომისურული ფორნიქსის შემადგენლობაში ემეგებიან თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებებთან. მათი ნაწილი გამოეყოფა თაღის ღეროს ძვიდის ღონეზე და წინა თალამუსის ბირთვებზე, თალამუსის როსტრალურ, ინტრალამინარულ და მედიალურ უბნებში მთავრდება. დორსალური თაღის მეორე, შედარებით მცირე კომპონენტი იწყება CA₁ ველის უკანა განყოფილების პირამიდული უჯრედებიდან და პროექციათა გაცილებით მრავალფეროვანი განაწილება ახასიათებს. ამ ბოჭკოთა ნაწილი მამილარული სხეულების მედიალურ და ლატერალურ ბირთვებს უკავშირდება, მაგრამ მონაცემები მათ პროექციათა შესახებ შუა ტვინსა და წინა თალამუსში არ გვხვდება (Хамильтон, 1984.), თუმცა შესაძლოა ბოჭკოთა მცირე ნაწილი მაინც მთავრდებოდეს შუა ტვინში. CA₁ ველის უფრო უკანა ნაწილების აქსონები, პირამიდათა აქსონებისაგან განსხვავებით მნიშვნელოვან პრეკომისურულ პროექციას ქმნიან ძვიდის ყველა განყოფილებაში. ჰიპოკამპის ეფერენტები სეპტუმისაკენ პროექციათა ტოპოგრაფიული თავისებურებებით გამოირჩევა. ჰიპოკამპის ცენტრალური უბნების დაზიანება არ იწვევს სეპტუმის უჯრედთა დეგენერაციას. ჰიპოკამპის პოსტერიალური რეგიონების დაზიანებისას აღინიშნება სეპტუმის ლატერალური ბირთვების დორსალური ნაწილის დეგენერაცია, ხოლო ანტერიორული ჰიპოკამპის დაზიანებისას ხდება სეპტუმის ლატერალური ბირთვების ვენტრალური ნაწილისა და n. accumbens-ის მედიალური ბირთვების დეგენერაცია. პოსტკომისურული თაღის საშუალებით წინა თალამურ ბირთვებსა და მამილარულ სხეულებს უკავშირდებიან CA₂ ველიდან მომავალი ნერვული ბოჭკოებიც.

აღწერილია პირდაპირი გამააქტივებელი კავშირი CA₁ ველსა და ჰიპოთალამუსს შორის.

აქსონები, რომლებიც CA₃-CA₄ ველებიდან ფიმბრიის შემადგენლობაში მიემართებიან, ქმნიან პრეკომისურული თაღის დიფუზურ სისტემას. ამ ბოჭკოთა დიდი ნაწილი ძვიდის ლატერალურ ბირთვებზე გადაერთვება ან გვერდის ავლით ლატერალური პრეოპტიკური უბნისა და ლატერალური ჰიპოთალამუსის ბირთვებს უკავშირდება, საიდანაც სათავეს იღებს დაღმავალი გზა შუა ტვინისა და ხიდის არასპეციფიკური სტრუქტურებისაკენ.

ჯერ კიდევ კახალის (Cajal, 1955) მიერ აღიწერა CA₁ ველის პირამიდათა ექსტრაფორნიკალური აქსონები სუბიკულუმის მიმართულებით. ლორენტე დე ნომ (Lorente de No, 1934) აღნიშნული აქსონების პროექციები სუბიკულუმის გავლით ენტორინალურ ქერქში გამოავლინა, რაც შემდგომი ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევებითაც დადასტურდა.

არსებობს მონაცემები ჰიპოკამპის ეფერენტულ ბოჭკოთა გავრცელების შესახებ ნეოკორტექსის საფეთქლის წილის მიმართულებით, რომლებიც ორ ძირითადი გზით მიემართებიან: პირველი გზაა ჰიპოკამპი, სუბიკულუმი, პრესუბიკულუმი, ენტორინალური და ცინგულარული ღარი, ცინგულუმი, ხოლო მეორე კი - ჰიპოკამპი, სუბიკულუმი, პრესუბიკულუმი, ცინგულუმი, დიდი ნახევარსფეროების

თეთრი ნივთიერება და უკანა ექტოსილვისა და უკანა სილვის დარების ქვედა ნაწილი (Ипекчан, 1971). ნეოკორტექსში მიმავალი ჰიპოკამპალური აფერენტები ენტორინალური ქერქის შემოსაზღვრულ უბნებში გადაერთვებიან (Insausti et al. 1987).

1.3. ჰიპოკამპი და მესხიერება

ჰიპოკამპის მესხიერებასთან კავშირი პირველად კლინიცისტებმა აღმოაჩინეს. ნევროლოგიური და ნეიროფსიქოლოგიური კვლევები ცხადყოფენ, რომ ჰიპოკამპი წარმოადგენს მესხიერების უზრუნველყოფის ძირითად ფაქტორს (Squire, 1986. Squire, Zola-Morgan, 1991). გუდენის (Gudden, 1896) მიერ აღკოპოლური პოლივენტრიტით დაავადებულ პაციენტებში გამოვლენილი და კორსაკოვის მიერ აღწერილი, ფსიქიატრიაში კარგად ცნობილი სინდრომის, კორსაკოვის სინდრომის ძირითად სიმპტომს წარსულში მომხდარ მოვლენათა შესახებ მესხიერების დაკარგვა წარმოადგენდა და როგორც მოგვიანებით დადგინდა, დაავადებისას ადგილი ჰქონდა ჰიპოკამპის ორმხრივ დაზიანებას. კლინიკური გამოკვლევების საფუძველზე მილნერი და პენფილდი (Penfield, Milner, 1958) მივიდნენ დასკვნამდე, რომ ჰიპოკამპი მიმდინარე მოვლენათა ფიქსაციის მექანიზმის ძირითად რგოლს წარმოადგენს. მათ შეაჯამეს კლინიკური მონაცემები, რომლებიც აკავშირებდა ერთმანეთთან ადამიანის ჰიპოკამპისა და ჰიპოკამპალური ხვეულის პათოლოგიურ დარღვევებს და მოკლევადიანი მესხიერების დეფიციტს და მივიდნენ დასკვნამდე, რომ ჰიპოკამპში არის “მესხიერების პირველადი ჩამწერი ცენტრი”. მათი აზრით ჰიპოკამპის დაზიანებისას ირღვევა ინფორმაციის ნაკადის რეგისტრაცია, რაც მოკლევადიანი მესხიერების დეფიციტით არის გამოწვეული. პენფილდი თვლის, რომ არსებობს კვალის ხანგრძლივი ფიქსაციის ორი ფორმა. საწყის ეტაპზე კვალი კონკრეტული ფორმით ფიქსირდება, დროთა განმავლობაში მსგავსი გამოცდილების დაგროვების შედეგად კვალი განზოგადებულ, აბსტრაგირებულ ფორმას იძენს. ჰიპოკამპის ამოკვეთისას ხდება მხოლოდ კვალის ნაწილის რეპროდუქცია, რისი განზოგადებაც მოხდა (Penfield, Milner, 1958). ტალანდის (Talland, 1966) აზრით კვალი ფიქსაციისას გამუდმებით მდიდრდება ახალი ასოციაციებით, ამიტომ, რაც უფრო ხანგრძლივია კვალი, მით უფრო მეტი ასოციაცია უკავშირდება მას და უფრო ადვილი ხდება მისი რეპროდუქცია. სწორედ ამიტომ ჰიპოკამპალური სინდრომის დროს განსაკუთრებით ძნელდება ძველი ინფორმაციის ამოღება.

ჰიპოკამპის დაზიანებისას აღინიშნება სივრცითი მესხიერების დეფიციტი (Jerrard, 1995; Ferbintanu, Shapiro, 2003), ვლინდება სივრცითი სამუშაო და რეფერენტული მესხიერების გაუარესება წყლისა და რადიალურ ლაბირინთში (Kesner, 2000; Gilbert, & Kesner, 2002).

გულის მუშაობის შეწყვეტის შემდეგ თავის ტვინის იშემიით დაავადებულ ავადმყოფთა ჰისტოლოგიურმა გამოკვლევამ აჩვენა, რომ მესხიერების დეფიციტი ჰიპოკამპის CA₁ ველის დაზიანებით არის გამოწვეული. მესხიერების უზრუნველყოფაში არსებითად სწორედ CA₁ ველის როლი უნდა იყოს მიხნეული (Zola-Morgan et al. 1986. Kiyota et al. 1991). სკოპოლამინი, მუსკარინის ანტაგონისტი, ახდენს დაკბილული ფასციის ხანგრძლივი პოტენციაციის ბლოკირებას, იწვევს მესხიერების გაუარესებას. სავარაუდოა, რომ დაკბილული ფასციის ხანგრძლივი პოტენციაციის მდგრადობა გრძელვადიანი მესხიერების ფიზიოლოგიური სუბსტრატია. ჰიპოკამპის ინფორმაცია დაკბილული ფასციის გავლით აღწევს, რომლის უჯრედთა აქტივაცია ენტორინალური ქერქიდან მომავალი აქსონებით

ხორციელდება, რაც დაკბილული ფასციას მესხიერების უზრუნველყოფისათვის აუცილებელ სტრუქტურად აქცევს.

ასაკთან დაკავშირებული მესხიერების დაკარგვა გამოწვეული უნდა იყოს ჰიპოკამპის ხანგრძლივი პოტენციაციის გაუარესებით, რადგანაც დავიწყების სისწრაფე და პოტენციაციის შემცირება ასაკოვან ვირთაგვებში უფრო მნიშვნელოვანია ვიდრე ახალგაზრდებში (Barnes, Mc Naughton, 1989).

ჰიპოკამპი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს დეკლარაციულ მესხიერებაში (Cohen, Eichenbaum, 1993) და მონაწილეობს მოვლენათა სიხშირის დასწავლაში (Fortin et al. 2002). ჰიპოკამპდაზიანებული ვირთაგვები ავლენენ დეფიციტს ობიექტის რეტროგრადული ამოცნობის ტესტებში, მაშინ როცა არ განსხვავდებიან ინტაქტურებისაგან ანტეროგრადული ამოცნობის ტესტებში (Gaskin et al. 2003). ჰიპოკამპის დაზიანებისას ასევე ირღვევა ხატისმიერი მესხიერება (Whishaw, Jerrard, 1995) და ვარაუდობენ რომ თუკი ჰიპოკამპი პირდაპირი გზით არ მონაწილეობს ხატის წარმოქმნაში, წარმოადგენს მონიტორს, რომელიც არჩევს კვლევითი აქტივობისა და სივრცითი ხატის წარმოქმნისთვის საჭირო ქცევებს და ახდენს მათ ინტეგრაციას. თუმცა, აღნიშნული საკითხი აუცილებლად მოითხოვს შემდგომ კვლევებს. სივრცითი მესხიერების გარდა, ჰიპოკამპის დაზიანებისას ირღვევა არასივრცითი ამოცანების შესრულების უნარიც (Sutherland, McDonald, 1990; Gilbert, & Kesner, 2002; Gupta et al. 2010).

ჰიპოკამპის მექანიზმები ასევე დაკავშირებულია სენსომოტორულ პროცესებთან (Vinogradova, 2001) რომელთა დარღვევა გავლენას ახდენს მესხიერების პროცესებზე.

ნეირონული აქტივობის მონაცემების საფუძველზე ვინოგრადოვა (Виноградова, 1975) მიიჩნევს, რომ ჰიპოკამპი კომპარატორული სტრუქტურაა, რომელიც ასრულებს ინფორმაციის რეგისტრაციის, მისი მოკლევადიანიდან გრძელვადიანში გადასვლის განმსაზღვრელ ფუნქციას და ახდენს ახალი და უკვე არსებული კვალის შეჯერებას.

ჰიპოკამპის დორსალური და ვენტრალური ნაწილების განსხვავებული ექსტრაჰიპოკამპალური კავშირები იძლევა იმის ვარაუდის საშუალებას, რომ მისი ფუნქციები განსხვავებულია. ვარაუდობენ, რომ სივრცითი დასწავლა და მესხიერება დაკავშირებულია უფრო დორსალურ, ვიდრე ვენტრალურ უბნებთან (Richmond et al. 1999; Ferbintanu, Shapiro, 2003), ხოლო ლოკომოტორული აქტივობა, შიშზე რეაქტიულობა დაკავშირებულია ვენტრალურ ნაწილთან, ასეთი ფუნქციური დიფერენცირება არა აბსოლუტური, არამედ გრადუალურია (De Hoz et al. 2003; Ferbintanu, Shapiro, 2003)

ჰიპოკამპი მნიშვნელოვან როლს თამაშობს გარემოს სივრცითი რუკის შექმნაში.

14. ჰიპოკამპის როლი ქცევის კონტროლში

მკვლევართა მრავალრიცხოვანი პუბლიკაციები მიუთითებენ ჰიპოკამპის როლზე პირობითრეფლექსურ ქცევაში. ავტორთა ნაწილის აზრით ჰიპოკამპის დაზიანება იწვევს გამომუშავებული პირობითი რეფლექსების გაუარესებასა და ახლის ფორმირების გაუარესებას. გახანგრძლივებულია რეაქციათა ლატენცური პერიოდები და აღინიშნება დიფერენცირების დარღვევა (Gambarian et al. 1972), თუმცა სხვა მკვლევართა აზრით ოპერაციამდე გამომუშავებული და განმტკიცებული პირობითი რეფლექსები ოპერაციის შემდეგაც ნარჩუნდება. ეს ეხება როგორც მარტივ რეფლექსებს (Ekersdorf et al. 1973), ისე დასწავლის რთულ ფორმებსაც

(Buerger, 1970). შენარჩუნებულია მარტივი დადებითი პირობითი რეფლექსები როგორც კვებითი, ისე თავდაცვითი განპირობების შემთხვევაში (Вавилова, 1974. Меринг, 1970).

ვირთაგვებში ჰიპოკამპის დაზიანების ანქსიოლიტიკურ ეფექტზე დაყრდნობით, ჰიპოკამპი მონაწილეობს შფოთვისას ავერსიულ სტიმულებზე დამცველობითი და განრიდებითი პასუხების კონტროლში (Bannerman et al. 2003), ამიტომაც, ამ პროცესების მოდულაციის შესწავლამ ვირთაგვებში შესაძლოა ხელი შეუწყოს ადამიანთა ნეიროფსიქიატრიულ დაავადებებთან ჰიპოკამპალური დისფუნქციის კავშირის დადგენას.

ქცევა გულისხმობს სივრცით-მხედველობითი ფაქტორების ფიქსაციას და ჰიპოკამპის ამოკვეთა იწვევს სერიოზულ დარღვევებს. დარღვეულია ჰიპოკამპკოაგულირებული ვირთაგვების ქცევა ლაბირინთში (Means et al. 1971) ჰიპოკამპის დაზიანებისას ირღვევა მოკლევადიანი მეხსიერება 8 სხივიან ლაბირინთში ვირთაგვების ტესტირებისას (Kesner, 2000), მაგრამ ლატენტური დასწავლა შენარჩუნებულია (Kimple et al. 1982). ჰიპოკამპის იშემიური დაზიანება, რომელიც დორსალური უბნის CA₁ ველის პირამიდული ნეირონების დესტრუქციას იწვევს, T-ს მაგვარ ლაბირინთში მეხსიერების დარღვევას განაპირობებს. მიმართულების არჩევის სისწრაფე არ იცვლება, მაგრამ ირღვევა საკვებურის ალტერნატიული ამორჩევის რეაქციები და მათი აღდგენის სისწრაფე შემცირებულია (Volpe et al. 1988). ვირთაგვებში ჰიპოკამპისა და თაღის დაზიანების შემდეგ დაიკვირვება ლაბირინთში პირობითრეფლექსური ქცევის გამოხატული ცვლილებები (Kaada et al. 1961). მნიშვნელოვნად იზრდებოდა შეცდომათა რიცხვი და ლაბირინთში მოძრაობის დრო.

ნუცუბიძემ (Нуцубидзе, 1963) კატებზე ჩატარებულ ცდებში აღმოაჩინა, რომ ჰიპოკამპის დაზიანებიდან პირველ კვირებში დაიკვირვება პირობითი ავტომატიზირებული კვებითი რეაქციების გამომუშავების გაძნელება. ოპერაციამდე გამომუშავებული რეაქციებიც ვლინდებოდა გარკვეული სიძნელეებით. ჰიპოკამპექტომირებულ კატებს ძნელად უჭრებოდათ საორიენტაციო რეაქციები. ვინაიდან ჰიპოკამპი პოლისენსორული სტრუქტურაა, ავტორის აზრით მისი მოცილება იწვევს მხედველობითი და სმენითი აღქმის დარღვევას და ამის შედეგად პირობითი რეფლექსების წარმოქმნა ძნელდება. მოგვიანებით მან (Нуцубидзе, 1969) დაასკვნა, რომ ჰიპოკამპი არა მხოლოდ ხელს უწყობს პირობითი რეფლექსების გამომუშავებას, არამედ წარმოადგენს დროებითი კავშირების შეკვრის ადგილს.

ჰიპოკამპი დიდ როლს ასრულებს დროებითი კავშირების ჩამოყალიბებაში.

1.5. ჰიპოკამპი და ემოციები

პაპეცის თეორიის თანახმად ემოციური პროცესები წარმოიქმნება ჰიპოკამპში, იქიდან თაღის გავლით ვრცელდება მამილარულ სხეულებში, შემდეგ თალამუსის წინა ბირთვში და ბოლოს სარტყლისებურ ხვეულში, რომელიც განიხილება ემოციური განცდების რეცეპტორულ ველად (Papez, 1937). ეს თეორია ვარაუდის ხასიათს ატარებდა, მაგრამ ორი წლის შემდეგ ექსპერიმენტულად იქნა დადასტურებული კლიუვერისა და ბიუსის (Kluver, Bucy, 1939) ცდებში. ცხოველთა ემოციურ ქცევაში საფეთქლის წილის, ჰიპოკამპისა და ნუშისებური სხეულის დაზიანებისას გამოვლენილი ცვლილებები ლიტერატურაში “კლიუვერ-ბიუსის” სინდრომის სახელწოდებით არის ცნობილი. თუმცა ჰიპოკამპის იზოლირებული ამოკვეთა

ყოველთვის არ იძლევა ემოციური ქცევის გამოკვეთილ ცვლილებას, რის გამოც პრიბრამმა კლიუვერ-ბიუსის სინდრომში ჰიპოკამპს მეორადი როლი მიაკუთვნა (Pribram, 1967).

კლიუვერმა და ბიუსიმ (Kluver, Bucy, 1939) წარმოადგინეს მონაცემები, რომელთაც აჩვენებს, რომ მაიმუნს ქერქის შუბლ-საფეთქლის ველის, აგრეთვე პალეოკორტექსის (ჰიპოკამპი, მსხლისებური წილი) და ლიმბური სისტემის სხვა სტრუქტურების (ნუშისებრი კომპლექსი, პრესუბიკულუმი) დაზიანების შემდეგ დაიკვირვება მოტივაციურ რეაქციებში მნიშვნელოვანი ცვლილებები. ეს გამოიხატება გარემოს მგრძობელობის დარღვევასა და დაკარგვაში (ცხოველები ყნოსავდნენ, ლოკავდნენ და პირში იღებდნენ ნებისმიერ საგანს მისი გემოსა და ხარისხის მიუხედავად), სქესობრივი აქტივობის ამაღლებაში და ამასთანავე ემოციური რეაქტიულობის (შიშისა და მრისხანების არქონა) შემცირებაში. ავტორები ვარაუდობდნენ, რომ ამ ცვლილებებს განაპირობებს პაპეცის წრის ჰიპოკამპალური რგოლის ნგრევა, ვინაიდან “არც ერთი ტიპური სიმპტომი არ ჩნდებოდა ცხოველებში, რომელთაც შენარჩუნებული ჰქონდათ ჰიპოკამპი” (Kluver, Bucy, 1939).

ლეონტოვიჩი (Леонтович, 1968) მივიდა დასკვნამდე, რომ წინა ტვინის ყველა სტრუქტურა, რომელთა გაღიზიანებაც იწვევს ემოციური რეაქტიულობისა და აგრესიულობის გადახრას რომელიმე მხარეს (მომატება ან შემცირება), პროეცირდება ჰიპოკამპზე. შესაბამისად ჰიპოკამპის პირამიდები წარმოადგენენ “საერთო საბოლოო გზას” მრავალგვარი აფერენტაციისათვის. ეს იძლევა იმის თქმის საფუძველს, რომ ჰიპოკამპის დონეზე ყალიბდება ის ფუმქციონალური ურთიერთობები, რომლებიც აყალიბებენ ემოციურ განცდებს და განსაზღვრავენ მათ ხასიათს.

ჰიპოკამპი იღებს რა მძლავრ აფერენტაციას გარემოდან და ტვინის სხვადასხვა სისტემიდან (მათ შორის ქერქიდან), აყალიბებს ემოციებსა და ქცევებს გარე და შიდა გარემოს მდგომარეობის შეფასების საფუძველზე.

ნუცუბიძის (Нуцубидзе, 1969) გამოკვლევებში ჰიპოკამპის დაზიანების შემდეგ კატებში გამოიწვეოდა როგორც დადებითი (კატა ეხახუნებოდა თავითა და ტანით საგნებს, კრუტუნებდა), ასევე უარყოფითი (განრისხება) ემოციონალური რეაქციები. ეს რეაქციები წყდებოდა შესაბამისი გამღიზიანებლის მოქმედების შეწყვეტასთან ერთად. გარდა ამისა, სიტუაცია (ძაღლის ჩვენება), რომელიც ინტაქტურ კატებში იწვევდა შიშს, ოპერაციის შემდეგ იწვევდა განრისხებას, კატა თავს ესხმოდა ძაღლს. აქედან გამომდინარე, ნუცუბიძე ვარაუდობს, რომ ინტაქტურ კატებში ჰიპოკამპი შემაკავებელ მოქმედებას ახდენს სიამოვნების ცენტრებზე, რომლებიც ჰიპოთალამუსშია განლაგებული და იმავედროულად ამაგზნებელ მოქმედებას იმავე უბნის შიშის ცენტრებზე. უნგიაძე (Унгиадзе, 1970) ჰიპოკამპის ზღვრული ძალით დაზიანებისას აკვირდებოდა მთვლემარე მდგომარეობას, ძაღლის გაზრდისას - საორიენტაციო რეფლექსს, მეტად მომატებისას კი ცხოველი იატაკზე გაკრული, პარვით გარბოდა გაღიზიანების ადგილიდან, ხოლო გამღიზიანებელი ძაღლის გაზრდისას მიიღწეოდა გენერალიზებული კრუნხვითი შეტევები, რომლებიც გადადიოდა კლინიკურში. ამის საფუძველზე ავტორი ასკვნის, რომ კატებში დორსალური და ვენტრალური ჰიპოკამპის სხვადასხვა ნაწილების გაღიზიანებით გამოწვეული რეაქციები ნამდვილი ემოციური რეაქციებია.

ექსპერიმენტამდე განხორციელებული ჰიპოკამპალური დაზიანება გაძლიერებულ მოტორულ აქტივობასა და შიშის განპირობების გაუარესებას იწვევს, თუმცა ვენტრალური ჰიპოკამპის მანიპულაციით გამოწვეული შიშის განპირობების გაუარესებას თან ახლავს “ღია ველში” ლოკომოციის შემცირება (Bast et al. 2001).

მარენი (Maren et al. 1997) თანამშრომლებთან ერთად იკვლევდა დორსალური ჰიპოკამპის NMDA-თი დაზიანების ეფექტს. ზოგიერთ ცხოველში ისინი დორსალურ

ჰიპოკამპს აზიანებდნენ დასწავლამდე, ზოგიერთში კი დასწავლის შემდეგ. დასწავლის შემდგომი დაზიანებები იწვევს შიშის განპირობებაში დეფიციტს და მიუთითებს იმაზე, რომ ჰიპოკამპს აქვს მნიშვნელოვანი, მაგრამ დროით შეზღუდული მნიშვნელოვანი როლი. ჰიპოკამპის (განსაკუთრებით დორსალური უბნის) როლი ფართოდ იქნა შესწავლილი (Good Mark; Honey, 1997) შიშის განპირობების ფორმირებაშიც (Sanders et al. 2003) თუმცა ამგვარი მექანიზმების კონსოლიდაციისა და რეპრეზენტაციის მექანიზმები ჰიპოკამპის სუბრეგიონების (ველები) (CA1, CA2, CA3, DG) დონეზე უცნობია. არსებობს მონაცემები, რომ დორსალური ჰიპოკამპი მონაწილეობს პასიური განრიდების ფორმირებაში ინფორმაციის ათვისების სტადიაზე, მაშინ როცა ვენტრალური ჰიპოკამპი აქტიურად მონაწილეობს ინფორმაციის კონსოლიდაციასა და აღწარმოებაში (Ambrogio Lorenzini et al. 1996; Ambrogio Lorenzini et al. 1997). ადრეული პერიოდის შრომებში ნაჩვენებია როგორც დორსალური, ისე ვენტრალური ჰიპოკამპის მონაწილეობის აუცილებლობა პასიური განრიდების სამივე პროცესში (ათვისება, კონსოლიდაცია, აღწარმოება) (Bures, Buresova, 1990). ბოლო მონაცემებით ვენტრალური ველი მონაწილეობს ათვისების საწყის ეტაპზე, კონტექსტის რეპრეზენტაციისას, ხოლო აღწარმოებაში მისი როლი მინიმალურია და მასში კრიტიკულ როლს დორსალური ველი და დაკბილული ფასცია ასრულებს (Lee, Kesner, 2004). ჩამოხტომის ინჰიბიტორული განრიდების ჩაქრობისათვის ნაჩვენებია იქნა დორსალური ჰიპოკამპის CA1 ველში გენთა ტრანსკრიპციისა და ცილის სინთეზის აუცილებლობა (Vianna et al. 2003).

დორსალური ჰიპოკამპის დაზიანება იწვევს განპირობებული გარინდვის დეფიციტსა და ლოკომოტორულ ჰიპერაქტივობას. დორსალური ჰიპოკამპი პასიურ განრიდებას არ არღვევს წინასწარი ჰაბიტუაციის შემთხვევაში (Archvadze, Tsagareli, 2005).

არსებობს მონაცემები, რომ დორსალური ჰიპოკამპი მონაწილეობს პასიური განრიდების ფორმირებაში ინფორმაციის ათვისების სტადიაზე (Ambrogio Lorenzini et al. 1996). მაშინ, როდესაც ვენტრალური ჰიპოკამპი აქტიურად მონაწილეობს ინფორმაციის კონსოლიდაციასა და აღწარმოებაში (Ambrogio Lorenzini et al. 1997).

მრავალრიცხოვანი კლინიკური გამოკვლევები და ექსპერიმენტული მონაცემები მიუთითებენ იმაზე, რომ ჰიპოკამპის დისფუნქცია მნიშვნელოვან როლს თამაშობს ეპილეფსიის წარმოქმნასა და განვითარებაში (Milner, 1968; Penfield, Jasper. 1958).

“ღია ველის” ტესტი საშუალებას იძლევა ობიექტურად შეფასდეს ცხოველთა ქცევა. თავისუფალი ქცევისას არსებობს ორი ურთიერთსაწინააღმდეგო მოტივაცია - შიში და ცნობისმოყვარეობა. პირველი ვლინდება საორიენტაციო-კვლევითი ქცევების სახით, მეორე კი პასიური-თავდაცვითი რეაქციების სახით. მას ახლავს დეფეკაცია და სხვა ვეგეტატიური კომპონენტები.

ლიტერატურაში არ არის ერთიანი მოსაზრება “ღია ველში” ცხოველთა ქცევის მოტივების შესახებ. ზოგი თვლის, რომ ეს არის საორიენტაციო-კვლევითი მოტივაცია, ზოგი კი მთავარ როლს ემოციურობას ანიჭებს. ემოციურობაში იგულისხმება სიახლისადმი ემოციური რეაქტიულობის ზრდა, რომელიც აღმოცენდება უცნობ გარემოში მოთავსებისას. ავტორთა ნაწილის აზრით ემოციურობა “ღია ველში” აქტივობით ვლინდება, ხოლო ვერტიკალური პოზები საორიენტაციო-კვლევითი აქტივობაა (Титов, Каменский, 1980; Candland, Nary, 1969).

თავი 2 კვლევის ობიექტი და მეთოდები

2.1. კვლევის ობიექტი

ცდები ტარდებოდა 150-200 გრ. წონის თეთრ ლაბორატორიულ ვირთაგვებზე. დაკვირვება მიმდინარეობდა ორივე სქესის ცხოველებზე. საქსპერიმენტო ცხოველები დაყოფილი იყო სამ ჯგუფად. პირველ ჯგუფში გაერთიანებულები იყვნენ ინტაქტური, მეორეში – ახალქერქდაზიანებული, ხილო მესამე ჯგუფში კი ჰიპოკამპდაზიანებული ვირთაგვები.

2.2. ოპერაციის მეთოდის და მორფოლოგიური კონტროლი

ოპერაციები ტარდებოდა ასეპტიკურ პირობებში. ნარკოზისათვის გამოიყენებოდა ნემბუტალის 10%- იანი ხსნარი, რომლის დოზაც (40 მლ. 1 კგ-ზე) შეირჩეოდა ცხოველის წონის მიხედვით. ოპერაციები მიმდინარეობდა უნგრულ სტერეოტაქსულ აპარატზე. სასურველ სტრუქტურაში ჩავდიოდით კათოდური ელექტროდით, რომელიც წარმოადგენდა 0.25 მმ განივკვეთის კონსტანტანის გამტარს. ელექტროდი იზოლირებული იყო ქარხნული წესით. ანოდს წარმოადგენდა ტყვიის ფირფიტა.

დორსალური ჰიპოკამპის ბილატერალური კოაგულაციის მიზნით АПН-33 ტიპის მუდმივი დენის წყაროდან ცხოველის თავის ტვინში 15 წმ-ის განმავლობაში ვატარებდით 1.5 მა დენს.

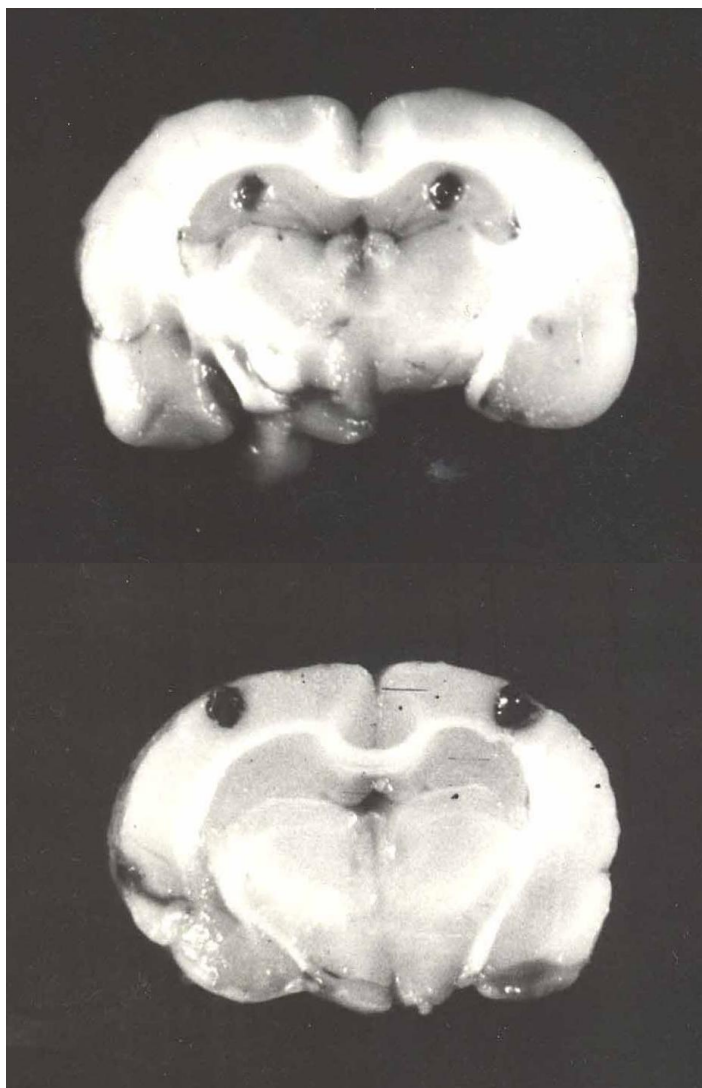
ახალ ქერქს ვაზიანებდით დორსალური ჰიპოკამპის ზედაპირულად.

ექსპერიმენტის დასასრულს ცხოველებს ვკლავდით ეთერის ნარკოზით, ტვინს ვაფიქსირებდით ფორმალინის 10% - იან ხსნარში და ვატარებდით მორფოლოგიურ კონტროლს. ფრონტალურად დაჭრილი თავის ტვინი ნაჩვენებია სურათზე (სურ. 2.1). დაზიანების ადგილების ადგილები ნაჩვენებია Paxinos, Watson-ის (1997) სტერეოტაქსულ ატლასზე (სურ. 2.2). დაზიანებულია დორსალური ჰიპოკამპის CA1 ველი.

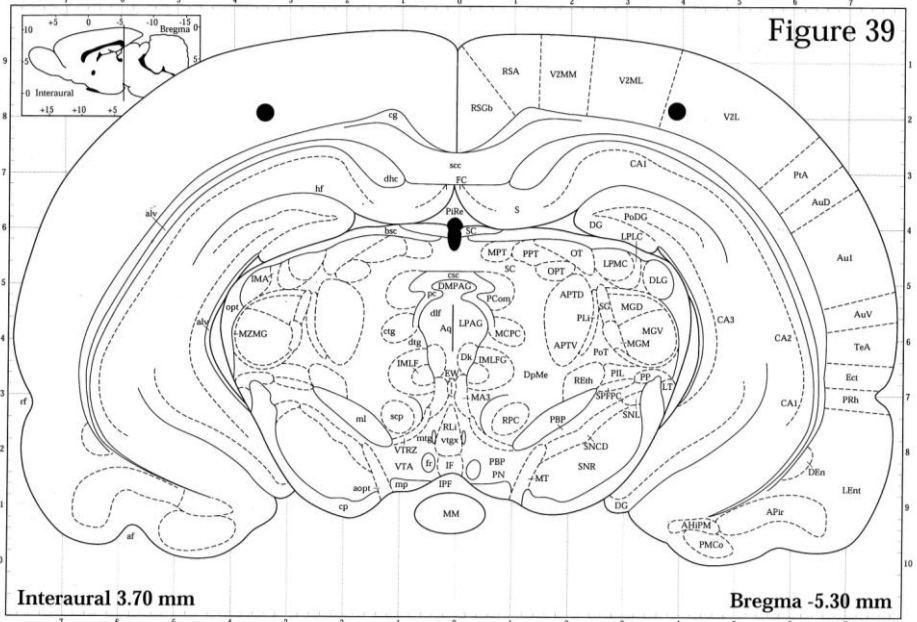
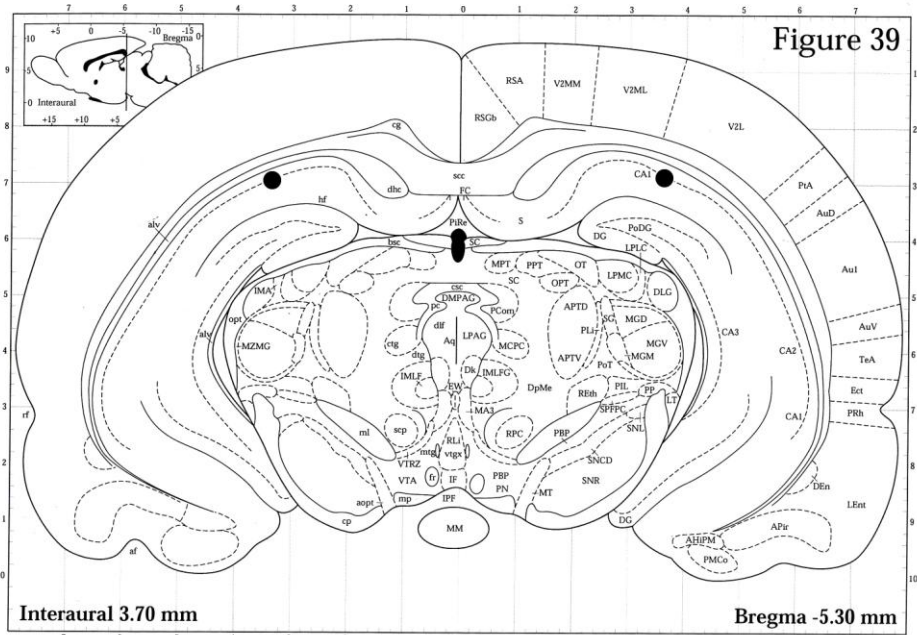
2.3. ექსპერიმენტის დაგეგმვა

ქცევითი ექსპერიმენტის ჩატარება და შედეგების დამუშავება მჭიდრო კავშირშია ერთმანეთთან. ამიტომ მათემატიკის გამოყენება ექსპერიმენტის დაგეგმვის ეტაპზე უნდა იწყებოდეს. ცდის დაწყებამდე ნათლად უნდა წარმოვიდგინოთ რა უნდა გავზომოთ, რა სიზუსტით, რამდენი ცდა უნდა ჩატარდეს და რაც მთავარია, როგორი იქნება მიღებული შედეგების სარწმუნოება. სტატისტიკური ცდის მეთოდი (მონტე-კარლოს მეთოდი) ექსპერიმენტში გამოყენებულ გამდიზიანებელთა ზუსტი კონტროლის საშუალებას იძლევა. ეს კი საშუალებას იძლევა ერთი და იგივე პირობებში ჩატარდეს ექსპერიმენტი სხვადასხვა ცხოველებზე. ჩვენს მიერ სტატისტიკური ცდის მეთოდი გამოყენებული იყო ვირთაგვებში აქტიური თავდაცვითი ქცევის ფორმირებაში და ფორმირებული ქცევის შენახვაში.

მესამე თავში დეტალურად იქნება აღწერილი თუ როგორ იქნა გამოყენებული მონტე-კარლოს მეთოდი ექსპერიმენტის დასაგეგმად და როგორ შეიქმნა ფიქსირებული და ცვლადი გარემო ცხოველთა ქცევებზე დასაკვირვებლად. მონე-კარლოს მეთოდი გამოყენებული იყო ჩვენს მიერ ჩატარებული ყველა ცდის დაგეგმვაში.



სურ 2.1 ვირთაგვათა ფრონტალურად დაჭრილი თავის ტვინი. შავი ლაქებით ჩანს დორსალური ჰიპოკამპისა და ახალი ქერქის დაზიანების ადგილები



სურ 2.2 დორსალური ჰიპოკამპისა და ახალი ქერქის დაზიანების ადგილი აღნიშნულია შავი წრით. (G.Paxinos, C. Watson 1997. სტერეოტაქსული ატლასის მიხედვით)

2.4. ექსპერიმენტის შედეგების სტატისტიკური ანალიზი

ექსპერიმენტული შედეგების ანალიზი ტარდებოდა სტიუდენტის t – კრიტერიუმის საშუალებით (ნდობის მაჩვენებელი 0.05). ექსპერიმენტის შედეგების დამუშავება ხდებოდა სპეციალური სტატისტიკური პროგრამის STATISTIKA for Windows, Release 4.3. B. StatSoft გამოყენებით. საილუსტრაციოდ მოტანილი გვაქვს სტატისტიკური პროგრამის მიერ წარმოდგენილი ცხრილი (ცხრილი 1), რომელიც მიუთითებს, თუ რა სტატისტიკური ოპერაციები ჩატარდა საანალიზო მასალაზე და რა სახის ინფორმაცია იქნა მიღებული აღნიშნული ანალიზის შედეგად.

ჩვენს წინაშე იდგა ამოცანა შეგვედარებინა ინტაქტური, ახალქერქდაზიანებული და ჰიპოკამპდაზიანებული ცხოველების სხვადასხვა რაოდენობის ქცევითი პარამეტრები. დისკრიმინანტულმა ანალიზმა მრავლობითი ქცევითი პარამეტრის შედარების გზით სხვადასხვა ჯგუფის ცხოველებს შორის განსხვავების გამოვლენის საშუალება მოგვცა. განსხვავების მახვენებელი ცხრილების სახით ილუსტრირებული იქნება სათანადო თავებში.

ცხრილი 2.1
ინტაქტური, ახალქერქდაზიანებული და ჰიპოკამპდაზიანებული ვირთაგვების ქცევითა შედარება სტიუდენტის t – კრიტერიუმით

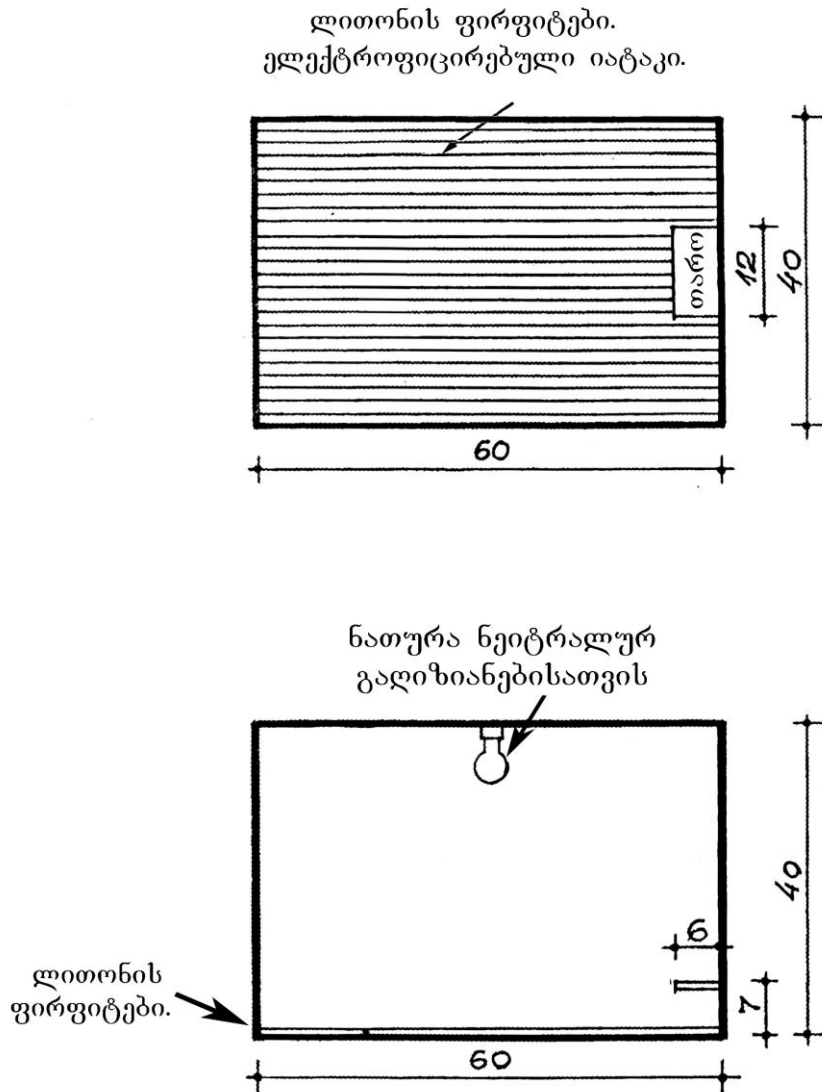
T ტესტი დამოუკიდებელი ნიმუშისათვის											
				df	p	ვალიდური N		სტანდარტული გადახრა		F-კოეფიცი.	p
	ჯგუფი 1	ჯგუფი 2	t-მნიშვნ.			ჯგუფი 1	ჯგუფი 2	ჯგუფი 1	ჯგუფი 2		
VAR1 vs. VAR1	18.06	18.06	0	10	1	6	6	14.12	14.12	1	1
VAR1 vs. VAR3	18.06	0	3.13	10	0.01	6	6	14.12	0	0	1
VAR1 vs. VAR5	18.06	17.7	0.04	10	0.97	6	6	14.12	16.06	1.29	0.78
VAR3 vs. VAR3	0	0		10		6	6	0	0		
VAR3 vs. VAR5	0	17.7	-2.7	10	0.02	6	6	0	16.06	0	1
VAR5 vs. VAR5	17.7	17.7	0	10	1	6	6	16.06	16.06	1	1

- VAR 1 – ინტაქტური
- VAR 3 – ახალქერქდაზიანებული
- VAR 5 – ჰიპოკამპდაზიანებული

თავი 3
დორსალური ჰიპოკამპის კოაგულაციის გავლენა აქტიური თავდაცვითი ქცევის ფორმირებაზე და განმტკიცებელი ქცევის შენარჩუნებაზე

3.1. ექსპერიმენტის დაგეგმვა და ჩატარების მეთოდოლოგია

აქტიური განრიდების ექსპერიმენტი ჩატარდა სპეციალურ კაბინაში (სურ. 3.1). კაბინის გვერდით კედელზე, იატაკიდან 10 სმ სიმაღლეზე დამაგრებული იყო მოძრავი თარო, რომელზეც ცხოველს შეეძლო ახტომა თავდაცვის მიზნით. გამლიზიანებელად გამოყენებული იყო სინათლე და კაბინის ელექტროფიცირებული იატაკი.



სურ. 3.1. აქტიური თავდაცვითი ქცევის გამოსამუშავებელი კაბინა

ექსპერიმენტი გრძელდებოდა 20 დღის განმავლობაში. ყოველდღიურად ტარდებოდა 10 სინჯი. სინჯთაშორისი ინტერვალების შერჩევა ხდებოდა მონტე-კარლოს მეთოდით,

ექსპერიმენტში გამოყენებულ ნეიტრალურ, და მტკივნეულ გამღიზიანებელთა მოქმედების მიხედვით შევქმენით ორგვარი გარემო, ერთი – ფიქსირებული, მეორე – ცვლადი. ფიქსირებულ გარემოში გამღიზიანებლები მოქმედებდნენ ყოველთვის ერთნაირად. ანთებული ნათურის ფონზე ხუთი წამის შემდეგ მართვის პულტიდან ელექტროფიცირებულ იატაკში ვატარებდით 20-25 ვოლტის დაძაბულობის დენს, რომელიც ხუთი წამის განმავლობაში ნათურასთან ერთდროულად მოქმედებდა, შემდეგ გამოირთვებოდა. ნათურა 5 წამი მოქმედებდა იზოლირებულად და 5 წამი დენტან ერთად.

ვირთავას შეედლო მტკივნეული გამღიზიანებლის თავიდან აცილება, თუ ის 5 წამის განმავლობაში (დენის დარტყმამდე) ახტებოდა თაროზე. ასეთ ქცევას ეწოდება “გაქცევა” ან “რეაქცია ნათურაზე”. მტკივნეულ ელექტროდენზე თაროზე ახტომას ეწოდება “არიდება” ან “რეაქცია დენზე”. ორივე რეაქციის განხორციელების შემდეგ ცხოველს თაროზე 5 წამი ვტოვებდით. შემდეგ ვაგდებდით. ვირთავები თაროზე ხტუნვას ასრულებენ სინჯთა შორის ინტერვალებში. ასეთ ქცევას სპონტანური აქტივობა ეწოდება. ამ შემთხვევაში თაროზე სამი წამი ვტოვებდით. შემდეგ ვაგდებით მოძრავი თაროდან.

სინჯთაშორისი ინტერვალი იცვლებოდა ერთიდან ექვს წუთამდე. ინტერვალების განაწილების ერთგვაროვნების მიღწევის მიზნით ინტერვალის თითოეულ მნიშვნელობას მივაწერეთ ალბათობები (ცხრილი 3.1) თანაბარი განაწილების კანონის თანახმად და გამოვსახეთ მრუდით (სურ. 3.2).

ცხრილი 3.1

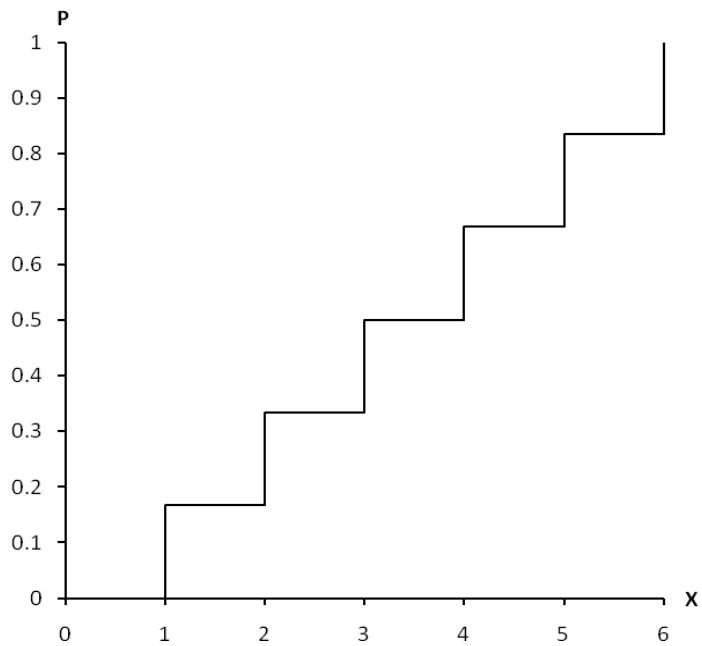
სინჯთაშორისი ინტერვალის მნიშვნელობის ალბათობები

X_i	1	2	3	4	5	6
P_i	0.167	0.167	0.167	0.167	0.167	0.167

ცხრილი 3.2

სინჯებს შორის დროის ინტერვალების შემთხვევითი მნიშვნელობების განაწილების ფუნქცია წუთებში

X	P	F
1	0.167	0.167
2	0.167	0.334
3	0.167	0.501
4	0.167	0.668
5	0.167	0.835
6	0.167	1



სურ. 3.2. სინჯთაშორისი ინტერვალების შემთხვევითი მნიშვნელობების განაწილების ფუნქცია

ამ კანონის თანახმად ვპოულობდით ინტერვალების შემთხვევითი მნიშვნელობების განაწილების ფუნქციას, რომელიც მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 3.2).

გრაფიკისა და შემთხვევითი რიცხვების ცხრილების მეშვეობით ვპოულობდით ჩვენთვის საჭირო სინჯებს შორის ინტერვალების თანამიმდევრობას. მივიღეთ დროის პროგრამა (ცხრილი 3.3), რომელსაც ვეყრდნობოდით ექსპერიმენტის განმავლობაში.

ექსპერიმენტის მეორე სერიაში – ცვლად გარემოში, იცვლებოდა გამლიზიანებლების (ნათურის და დენის) მოქმედების პირობები. გამლიზიანებლები მოქმედებდნენ გარკვეული ინტერვალებით (0-დან 20 წამამდე). ინტერვალების დადგენა ხდებოდა მონტე-კარლოს მეთოდით. ისევე როგორც ექსპერიმენტის პირველ სერიაში, აქაც ყოველ სინჯში როგორი ალბათობით უნდა გამოჩენილიყო ესა თუ ის ინტერვალი, ნაჩვენებია ცხრილში (ცხრილი 3.4). ნულოვანი ინტერვალი შეესაბამება მტკივნეული და ნეიტრალური გამლიზიანებლების თანხვედრას. ამ შემთხვევაში ისინი მოქმედებენ იმგვარად, როგორც პირველ სერიაში. სხვა სინჯებში ნეიტრალური გამლიზიანებელი ნათურა ენთო 5 წამი და გამოირთვებოდა. ნათურის გამორთვიდან რამოდენიმე წამში, პროგრამით გათვალისწინებული ინტერვალთ (ცხრილი 3.5) იატაკზე 5 წამით ირთვებოდა დენი. სინჯთა შორისი ინტერვალი რჩებოდა ისეთივე როგორც იყო ფიქსირებულ გარემოში.

ცხრილი 3.3.
სინჯებს შორის დროის ინტერვალი წუთებში

დღე	სინჯის ნომერი									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	6	3	1	5	2	4	4	1	1	1
2	3	3	3	1	3	1	6	6	6	5
3	3	4	1	1	1	1	1	4	4	4
4	4	5	6	6	5	1	3	5	6	1
5	1	1	2	3	3	1	1	4	3	2
6	6	3	3	1	6	6	6	6	4	4
7	2	1	6	5	3	5	3	4	5	1
8	1	6	2	1	1	1	1	5	1	6
9	1	2	3	3	1	2	5	3	1	4
10	5	3	4	6	2	4	4	1	1	2
11	3	4	3	6	5	6	1	2	1	4
12	3	4	6	1	6	3	2	3	5	6
13	5	2	1	2	3	3	2	4	3	3
14	3	2	5	6	3	1	4	1	2	6
15	5	6	6	5	1	1	1	3	4	3
16	5	4	4	4	3	1	1	3	6	1
17	5	3	4	1	4	6	6	4	3	2
18	4	3	5	4	4	5	5	3	3	6
19	4	1	3	2	1	3	5	1	5	1
20	5	4	2	4	3	4	6	1	2	5

ცხრილი 3.4
ცვლად გარემოში ნეიტრალურ და მტკივნეულ გაღიზიანებათა
შორის დროის ინტერვალის ფუნქცია წამებში

X	P	F
0	0.20	0.20
1	0.06	0.26
2	0.06	0.32
3	0.06	0.38
4	0.06	0.44
5	0.06	0.50
6	0.06	0.56
7	0.06	0.62
8	0.06	0.68
9	0.06	0.74
10	0.06	0.80
11	0.02	0.82
12	0.02	0.84
13	0.02	0.86
14	0.02	0.88
15	0.02	0.90
16	0.02	0.92
17	0.02	0.94
18	0.02	0.96
19	0.02	0.98
20	0.02	1

ცხრილი 3.5.
ცვლადი გარემოსათვის ნეიტრალურ და მტკივნეულ
ვალიზიანებებს შორის დროის ინტერვალი წამებში

დღეები	სინჯის ნომერი									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	17	6	13	14	10	0	8	0	0	13
2	0	4	9	6	10	2	0	9	12	0
3	0	7	8	8	9	16	2	7	0	0
4	14	3	4	9	8	17	2	10	10	10
5	11	6	20	7	19	2	0	20	18	0
6	6	0	5	3	2	2	9	2	2	13
7	20	2	6	16	10	2	3	0	8	7
8	0	6	9	9	0	2	14	0	17	2
9	7	3	9	20	8	13	0	18	6	5
10	4	9	13	7	3	19	12	6	10	0
11	10	1	17	9	6	3	19	3	4	0
12	1	9	7	8	11	0	0	0	16	2
13	2	9	6	8	16	2	8	17	0	10
14	5	0	4	0	17	17	18	16	8	0
15	3	6	0	7	1	9	15	8	2	7
16	6	0	16	0	7	8	8	0	3	3
17	15	16	3	0	15	11	8	5	16	0
18	9	10	0	10	5	0	10	9	6	9
19	9	0	8	3	9	7	20	10	7	7
20	20	6	1	15	5	9	9	1	0	3

3.2. ექსპერიმენტის შედეგები

აქტიური თავდაცვითი ქცევის გამომუშავება და გამომუშავებული ქცევის შენარჩუნებას ვიკვლევდით ჩვენს მიერ შექმნილ ექსპერიმენტულ ცვლად და ფიქსირებულ გარემოში. ფიქსირებული გარემო იქმნებოდა ნათურისა და ელექტროდენის ერთდროული მოქმედებით. ცვლად გარემოში ნათურის გამორთვის შემდეგ რამოდენიმე წამის შემდეგ პროგრამით გათვალისწინებული დროით (ცხრილი 3.5) მოქმედებდა მტკივნეული ელექტროგამლიზიანებელი იატაკიდან. ცდები ტარდებოდა ორ სერიად. პირველ სერიაში ცხოველებს ვუზიანებდით ჰიპოკამპს და შემდეგ ვიწყებდით ცდებს. მეორეში – ინტაქტურ ცხოველებს, რომელთაც კარგად ჰქონდათ ჩამოყალიბებული თავდაცვითი ქცევა, ვუზიანებდით ჰიპოკამპს.

ცხოველები დაყოფილი იყო სამ ჯგუფად. პირველში შედიოდნენ ვირთაგვები კოაგულირებული დორსალური ჰიპოკამპით, მეორეში – კოაგულირებული ახალი ქერქით, მესამეში – ინტაქტურები.

პოსტოპერაციული ტრავმების შედეგად ცხოველთა ქცევის შეცვლის შესაძლებლობის გამოსარიცხად ნაოპერაციებ ვირთაგვებზე ცდას ვიწყებდით ოპერაციიდან მეშვიდე დღეს. ექსპერიმენტი გრძელდებოდა 20 დღეს.

აქტიური თავდაცვითი ქცევის გამომუშავების დინამიკა მასალის სტატისტიკური დამუშავების შემდეგ ნაჩვენებია სურათებზე (სურ. 3.3., 3.4., 3.5). ექსპერიმენტული შედეგების სტატისტიკური ანალიზი სტიუდენტის t-კრიტერიუმით ნაჩვენებია ცხრილებში (ცხრილი 3.6., 3.7).

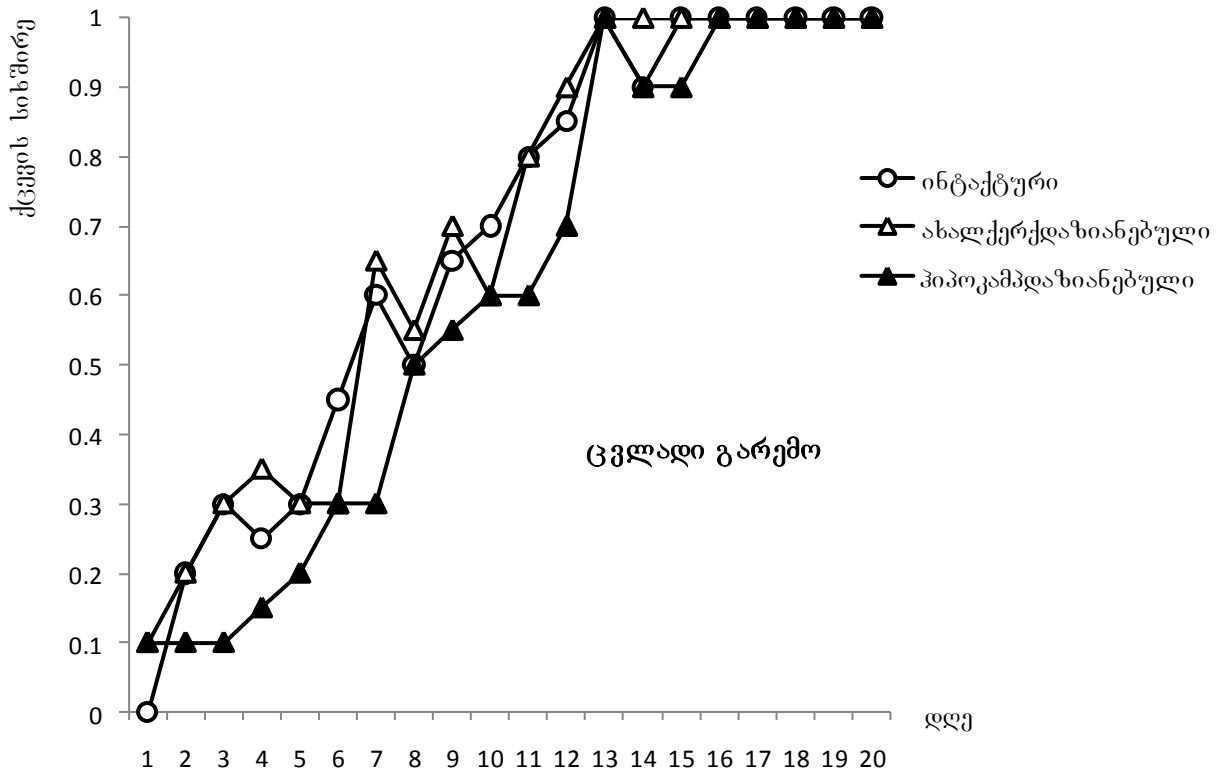
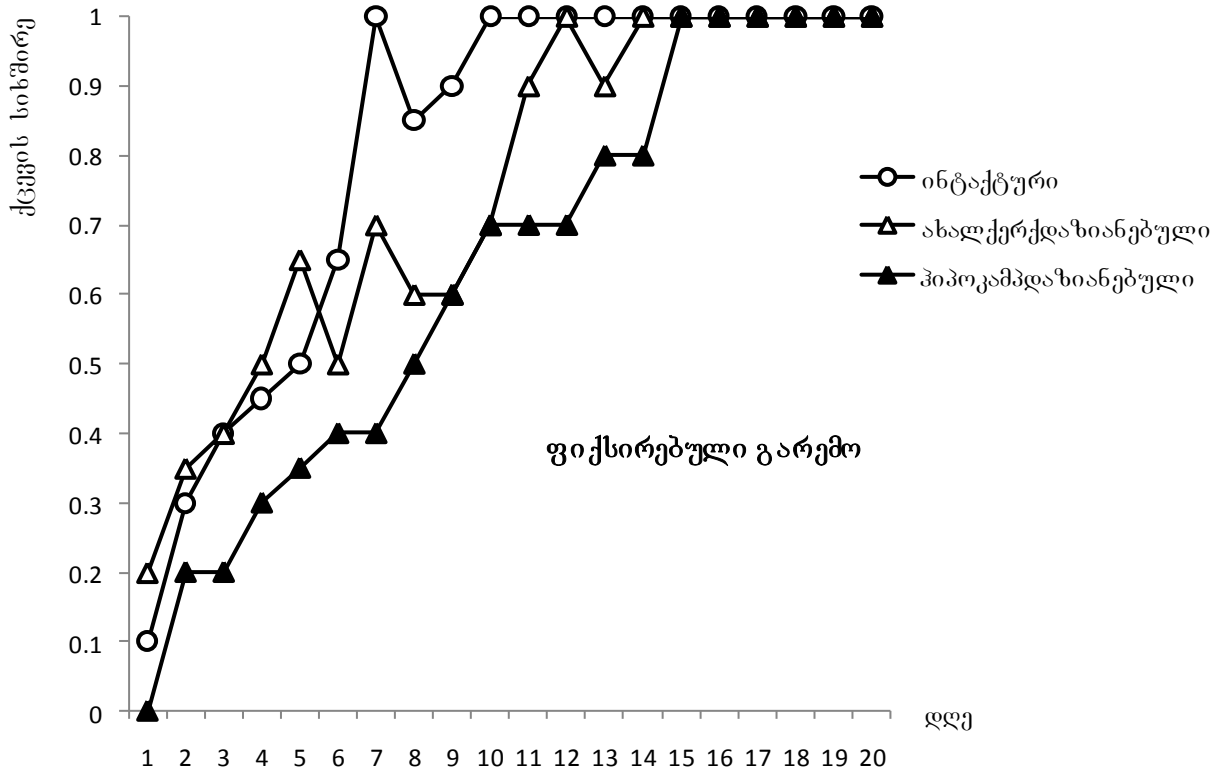
ცდების მეორე სერიაში ცხოველებს წინასწარ უმუშავდებოდათ აქტიური განრიდება ერთის ტოლი სიხშირით. შემდეგ ვუზიანებდით დორსალურ ჰიპოკამპს და ახალ ქერქს ბიპოლარულად. ექსპერიმენტი იწყებოდა ოპერაციიდან მეშვიდე დღეს. ინტაქტურ ცხოველებზე ამ დღეებში ცდები არ ტარდებოდა. კარგად განმტკიცებული თავდაცვითი ქცევების დინამიკა ოპერაციის შემდეგ ილუსტრირებულია სურათებზე (სურ 3.6., 3.7., 3.8). ექსპერიმენტული შედეგების სტატისტიკური ანალიზი სტიუდენტის t-კრიტერიუმით თავმოყრილია ცხრილებში (ცხრილი 3.8., 3.9).

აქტიური თავდაცვითი გაქცევის გამომუშავებისას (რეაქცია ნათურაზე) ფიქსირებულ გარემოში განსხვავება ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებულ ცხოველებში (სურ 3.3), ცალკეული დღეების გარდა (ცხრილი 3.6) არ შეიმჩნევა. სავარაუდოა, რომ განსხვავება შემთხვევით ხასიათს ატარებს. ცვლად გარემოში განსხვავება საერთოდ არ არსებობს.

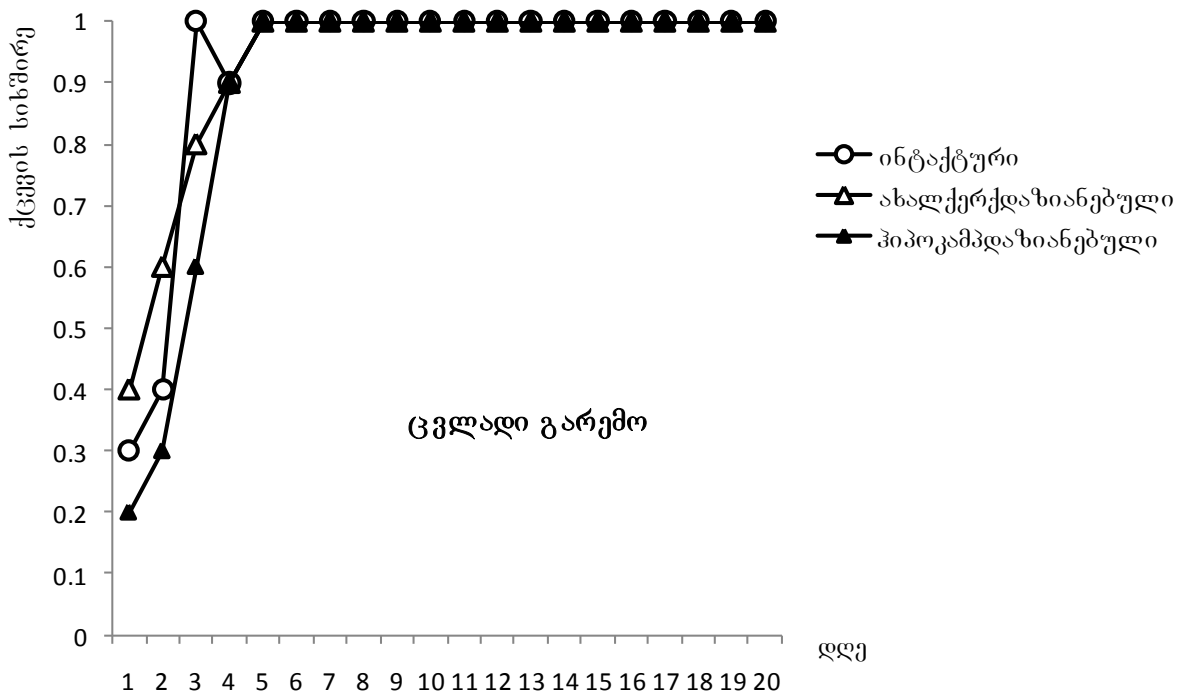
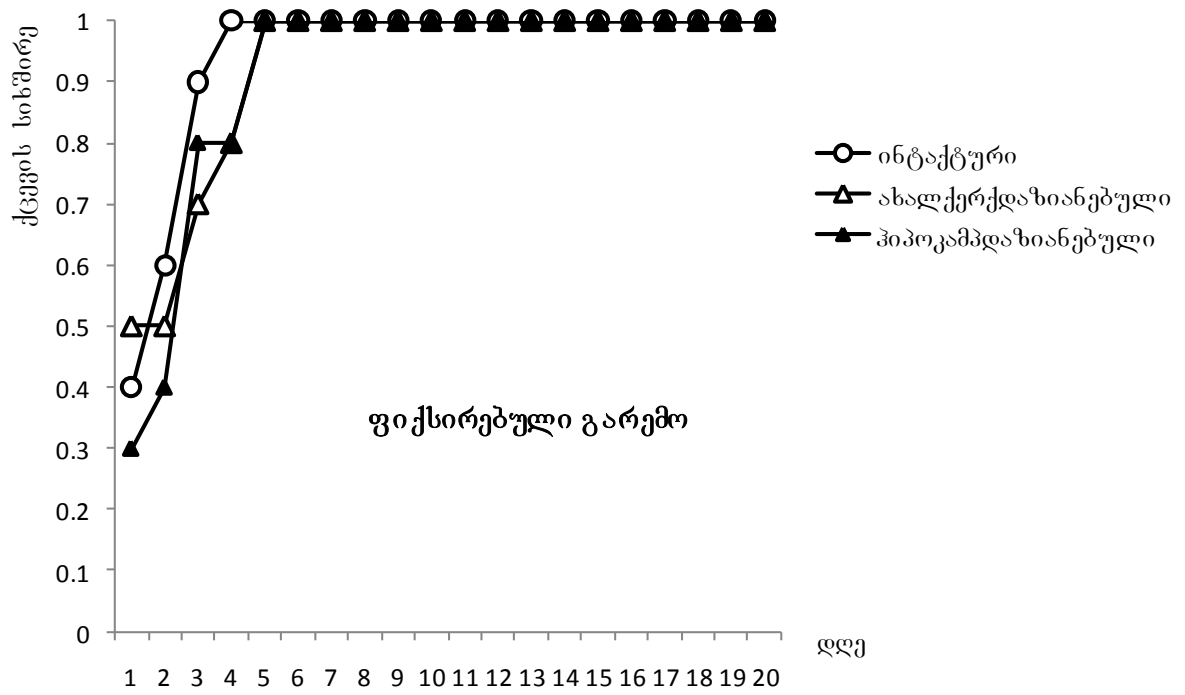
ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში სხვა სურათია. ეს ცხოველები ინტაქტურებთან შედარებით 14 დღის განმავლობაში ფიქსირებულ გარემოში ჩამორჩებიან დასწავლაში. ცვლად გარემოში კი 10 დღის განმავლობაში.

არიდების (რეაქცია დენზე) გამომუშავებაში განსხვავება როგორც ფიქსირებულ, ასევე ცვლად გარემოში შეიმჩნევა მხოლოდ ექსპერიმენტის პირველ სამ დღეს. მომდევნო დღეებში დასწავლაში განსხვავება არ დაიკვირვება (სურ. 3.4). ანალოგიური სურათია ჰიპოკამპდაზიანებულ და ინტაქტურ ცხოველებს შორის.

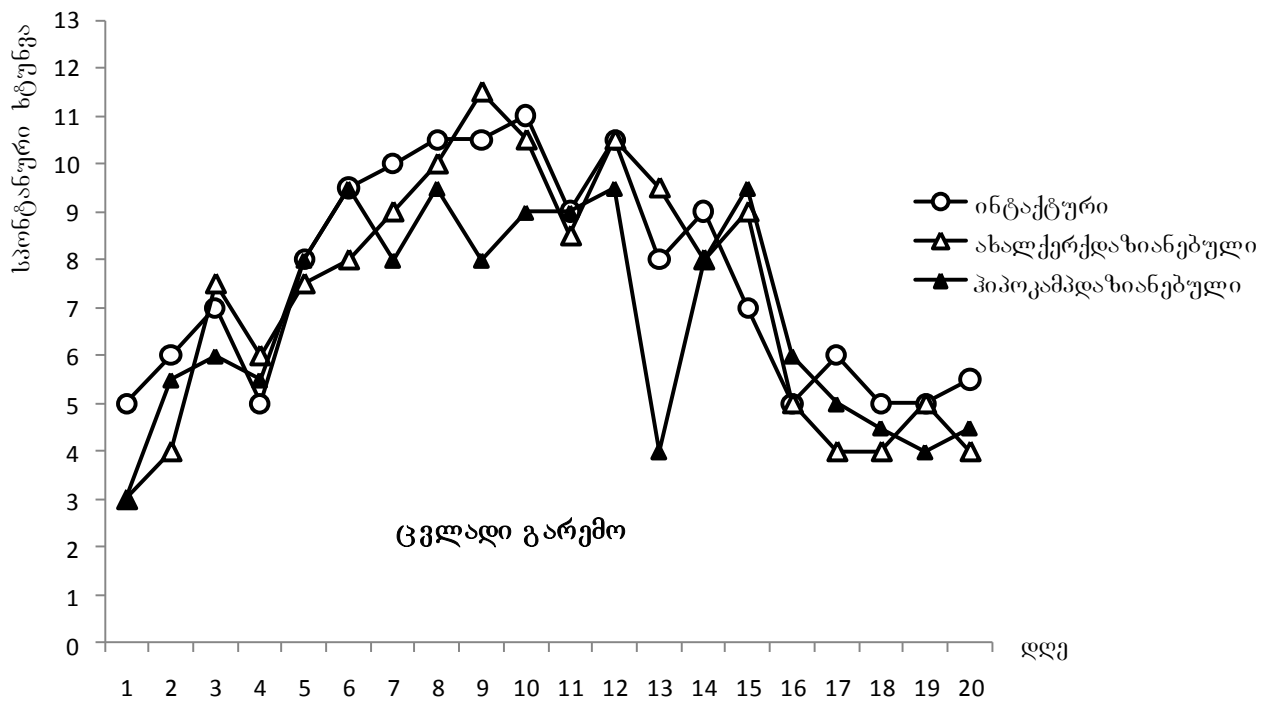
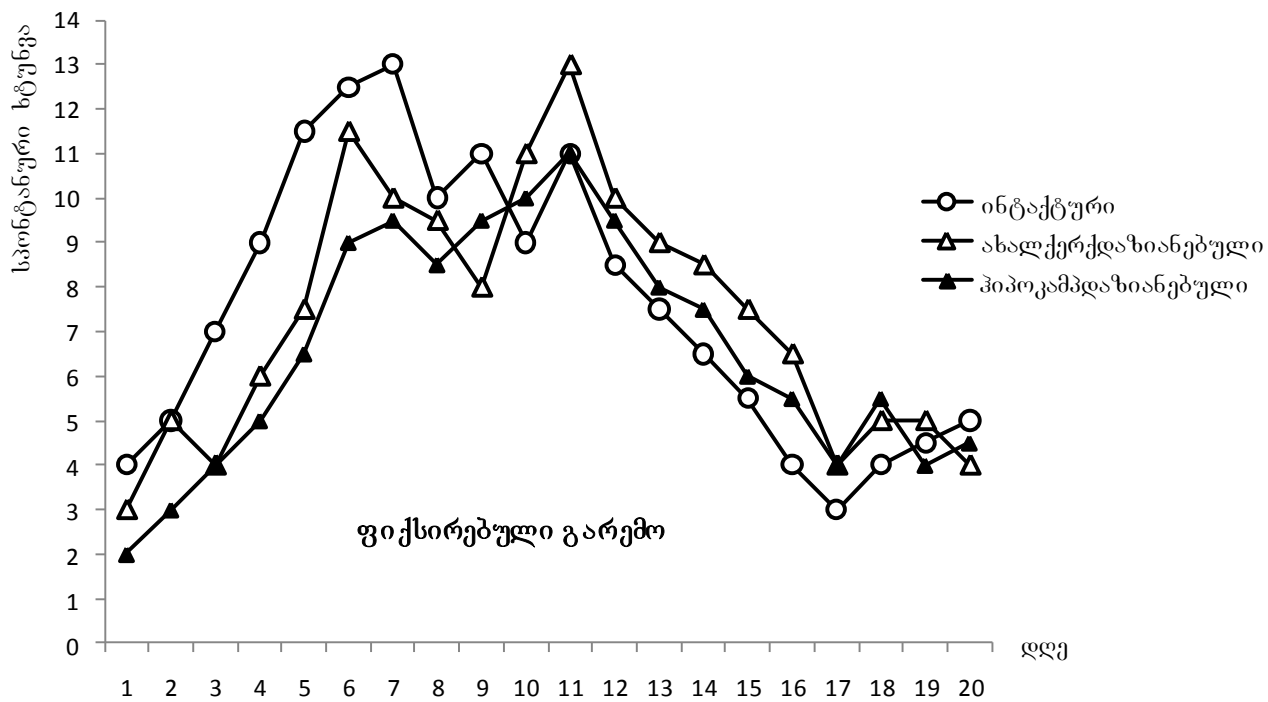
აქტიური თავდაცვითი ქცევის გამომუშავებისას სპონტანურ აქტივობაში ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებულ ცხოველებში ფიქსირებულ და ცვლად გარემოში უმნიშვნელოა. ინტაქტურ და ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში ფიქსირებულ გარემოში (ცხრილი 3.6) განსხვავება დაიკვირვება ექსპერიმენტის პირველ რვა დღის განმავლობაში. მომდევნო დღეებში განსხვავება არ შეიმჩნევა. ცვლად გარემოში სპონტანურ აქტივობაში განსხვავება (ცხრილი 3.7) გაბნეულია დღეებში. განსხვავება სარწმუნოა პირველ სამ დღეს, მეექვსე-მეშვიდე, მეცხრე-მეათე და მეცამეტე-მეთოთხმეტე დღეებში.



სურ. 3.3. აქტიური თავდაცვითი გაქცევის გამომუშავება (რეაქცია ნათურაზე)



სურ. 3.4. აქტიური თავდაცვითი არიდების გამომუშავება (რეაქცია დენზე)



სურ. 3.5. სპონტანური აქტივობა თავდაცვითი ქცევის გამომუშავებისას

ცხრილი 3.6

სხვაობა ფიქსირებულ გარემოში აქტიური თავდაცვითი ქცევის გამომუშავებისას ოპერირებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევას შორის

+ განსხვავება არ არსებობს, - განსხვავება სარწმუნოა

ცდის დღეები	სხვაობა ახალქერქდაზიანებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევებს შორის			სხვაობა დორსალურ ჰიპოკამპდაზიანებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევებს შორის		
	რეაქცია ნათურაზე	რეაქცია დენზე	სპონტანური აქტივობა	რეაქცია ნათურაზე	რეაქცია დენზე	სპონტანური აქტივობა
1	+	-	+	-	-	+
2	+	-	+	-	-	-
3	+	-	+	-	-	-
4	+	-	-	-	-	-
5	-	+	+	-	+	-
6	+	+	-	-	+	-
7	-	+	+	-	+	-
8	-	+	-	-	+	-
9	+	+	-	-	+	+
10	+	+	-	-	+	+
11	+	+	+	-	+	+
12	+	+	+	-	+	+
13	+	+	+	-	+	+
14	+	+	+	-	+	+
15	+	+	+	+	+	+
16	+	+	+	+	+	+
17	+	+	+	+	+	+
18	+	+	+	+	+	+
19	+	+	+	+	+	+
20	+	+	+	+	+	+

ცხრილი 3.7

სხვაობა ცვლად გარემოში აქტიური თავდაცვითი ქცევის გამომჟღავნებისას ოპერირებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევას შორის

+ განსხვავება არ არსებობს, - განსხვავება სარწმუნოა

ცდის დღეები	სხვაობა ახალქერქდაზიანებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევებს შორის			სხვაობა დორსალურ ჰიპოკამპდაზიანებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევებს შორის		
	რეაქცია ნათურაზე	რეაქცია დენზე	სპონტანური აქტიურობა	რეაქცია ნათურაზე	რეაქცია დენზე	სპონტანური აქტიურობა
1	+	-	+	-	-	-
2	+	-	+	-	-	-
3	+	-	+	-	-	-
4	+	+	+	-	-	+
5	+	+	+	-	+	+
6	+	+	+	+	+	-
7	+	+	+	-	+	-
8	+	+	+	-	+	+
9	+	+	+	-	+	-
10	+	+	-	-	+	-
11	+	+	+	+	+	+
12	+	+	+	+	+	+
13	+	+	+	+	+	-
14	+	+	+	+	+	-
15	+	+	+	+	+	+
16	+	+	+	+	+	+
17	+	+	-	+	+	+
18	+	+	+	+	+	+
19	+	+	+	+	+	+
20	+	+	+	+	+	+

ცდების მეორე სერიაში ვიკვლევდით თუ როგორ იყო შენარჩუნებული კარგად გამომჟღავნებული აქტიური თავდაცვითი ქცევითი პარამეტრები. დასწავლილ

ცხოველებს ბილატერალურად ვუზიანებდით დორსალურ ჰიპოკამპს და მის ზევით ახალ ქერქს. ოპერაციიდან მეშვიდე დღიდან ათი დღის განმავლობაში ვაგრძელებდით ექსპერიმენტებს იმ პროგრამით, რომლითაც ტარდებოდა ცდები ფიქსირებულ და ცვლად გარემოში. შვიდი დღის განმავლობაში ინტაქტურ ცხოველებზე ექსპერიმენტი არ ტარდებოდა. ექსპერიმენტის მასალა მრუდების სახით მოტანილია სურათებზე 3.6., 3.7. და 3.8.

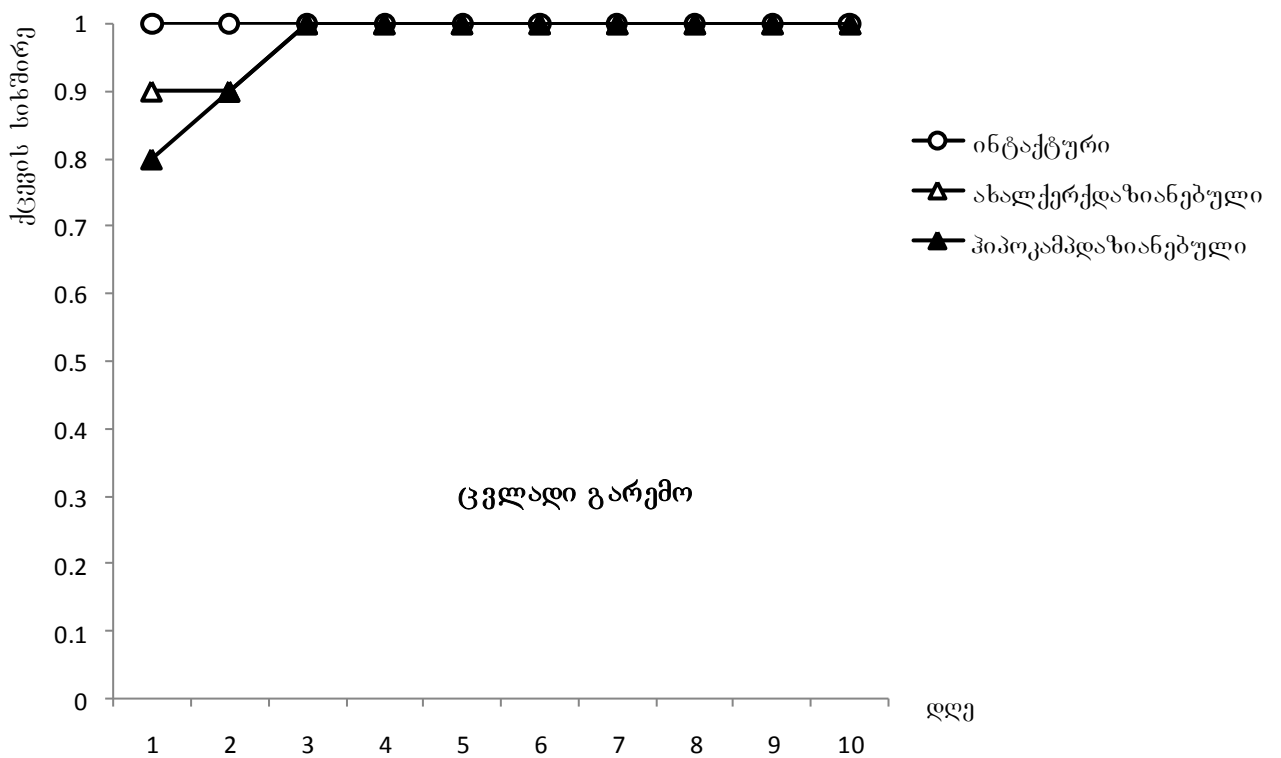
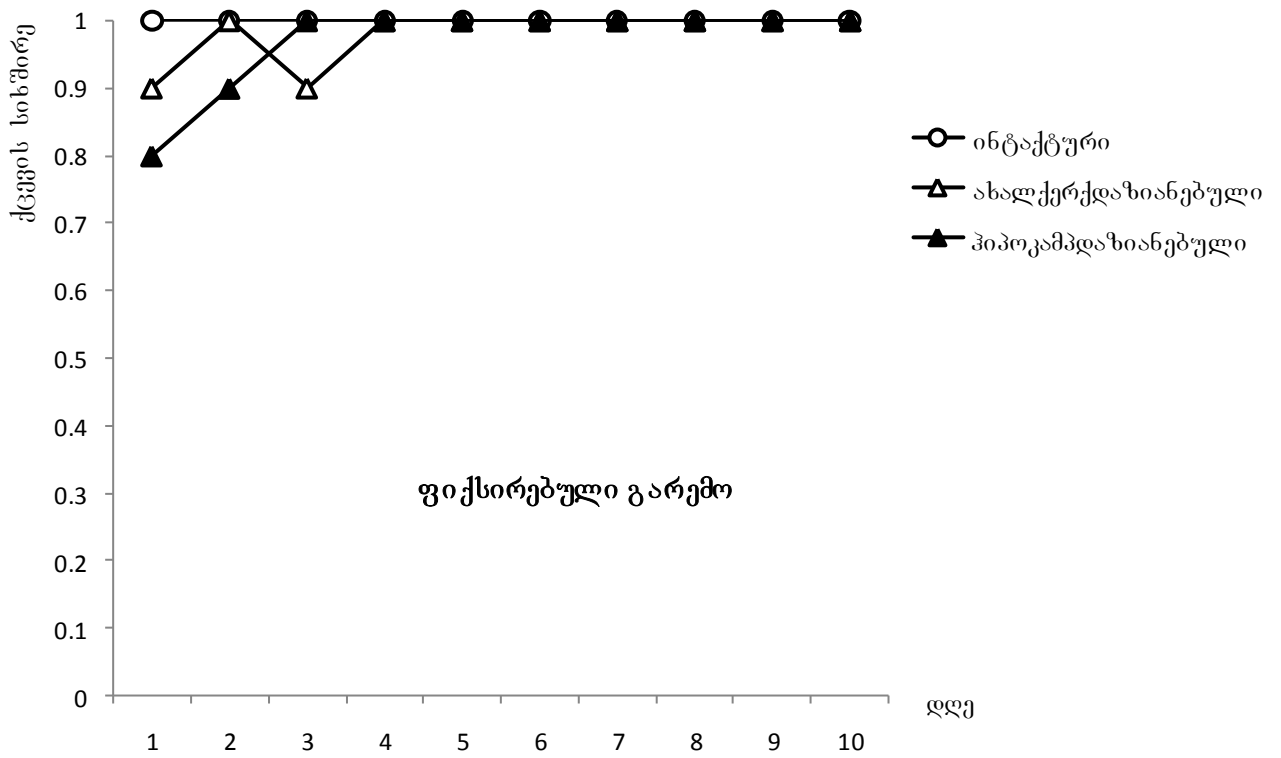
ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებულ ცხოველებში გაქცევის რეაქციებში განსხვავება ჩანს პირველ დღეს როგორც ფიქსირებულ, ასევე ცვლად გარემოში. არიდების შემთხვევაში ფიქსირებულ გარემოში ერთ დღეს, ხოლო ცვლად გარემოში განსხვავება არ ჩანს. სპონტანურ აქტივობაში როგორც ფიქსირებულ ასევე ცვლად გარემოში განსხვავება ჩანს სამ დღეს, ეს დღეები გაბნეულის და არ ტოვებს კანონზომიერების სახეს.

ინტაქტურ და ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებს შორის როგორც ფიქსირებულ, ასევე ცვლად გარემოში განსხვავება გაქცევისა და არიდებაში მინიმალურია. განსხვავება საგრძნობია სპონტანურ აქტივობაში როგორც ფიქსირებულ ასევე ცვლად გარემოში.

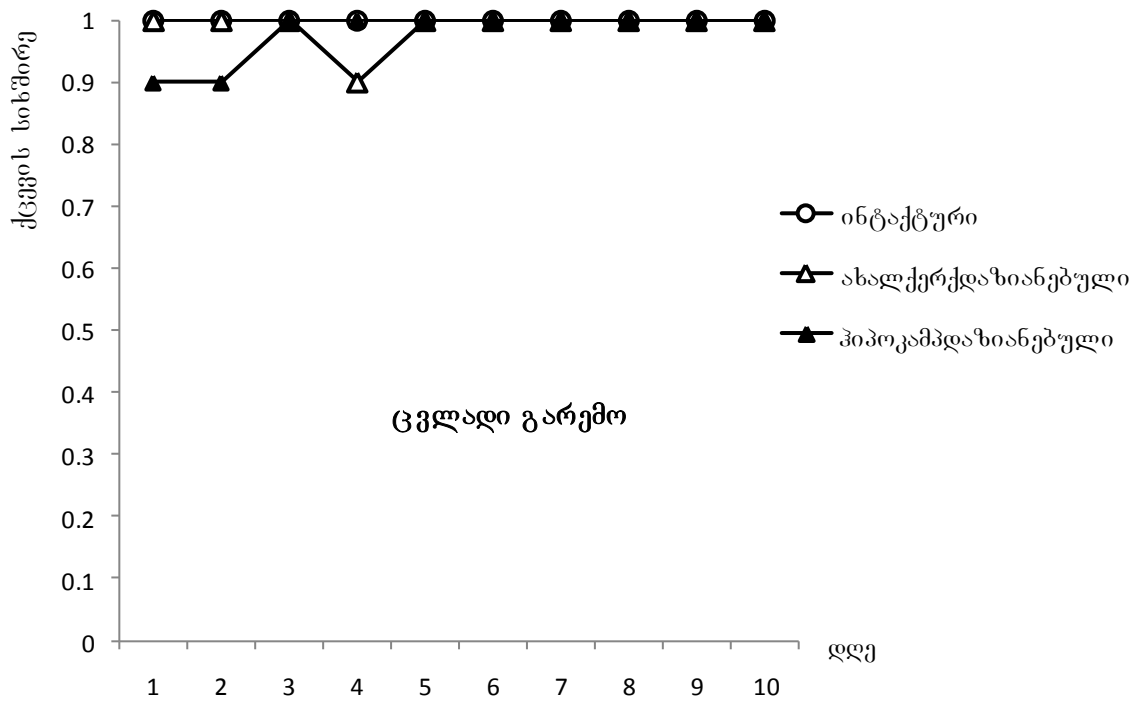
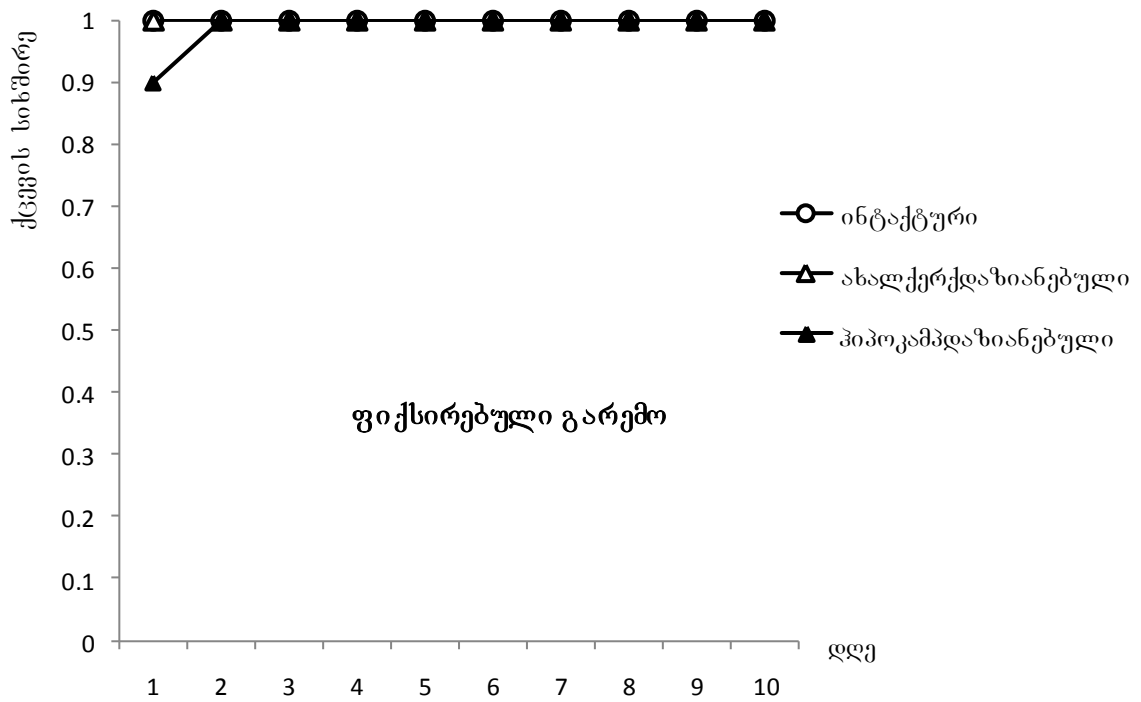
ექსპერიმენტული მონაცემების საფუძველზე შეიძლება ითქვას, რომ დორსალური ჰიპოკამპი ასრულებს უფრო მნიშვნელოვან როლს ახალი ინფორმაციის გადამუშავებაში, ვიდრე უკვე განმტკიცებული ინფორმაციის აღწარმოებაში.

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული ჰიპოკამპის კოაგულაციის გავლენას აქტიური თავდაცვითი ქცევის გამომუშავებაზე და გამომუშავებული ქცევის აღწარმოებაში ვსწავლობდით ორ გარემოში, ფიქსირებულსა და ცვლადში.

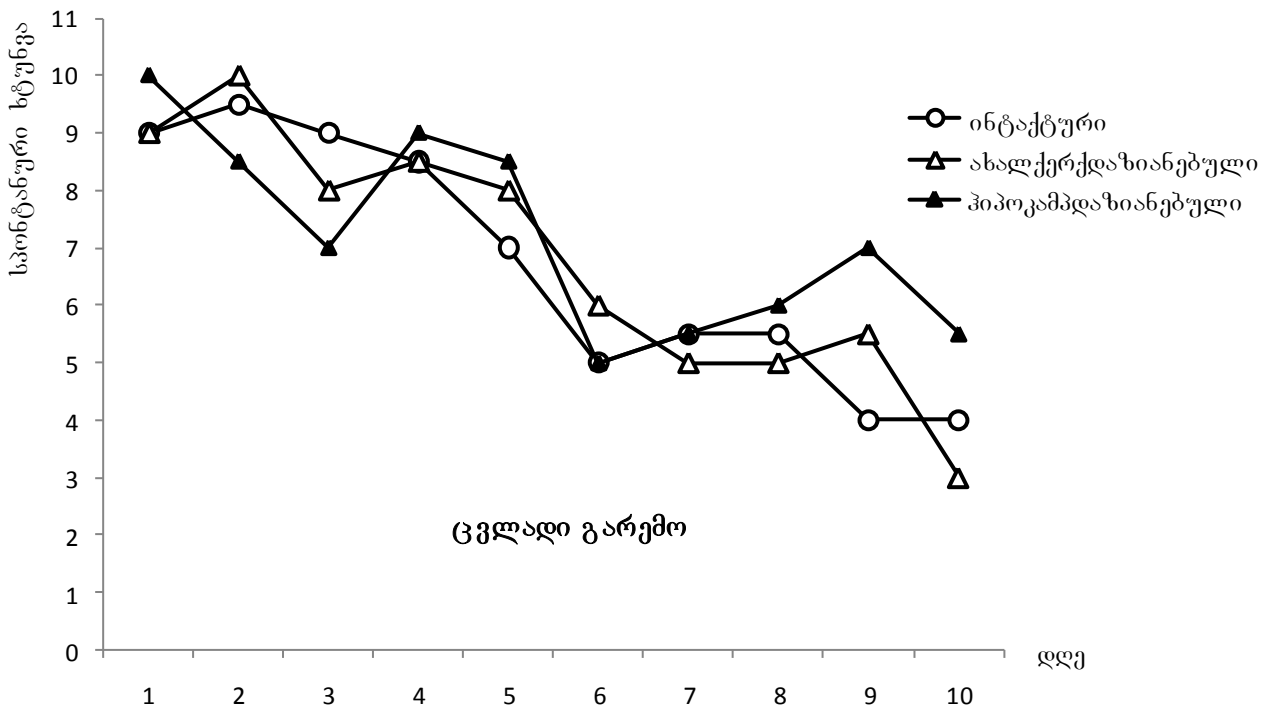
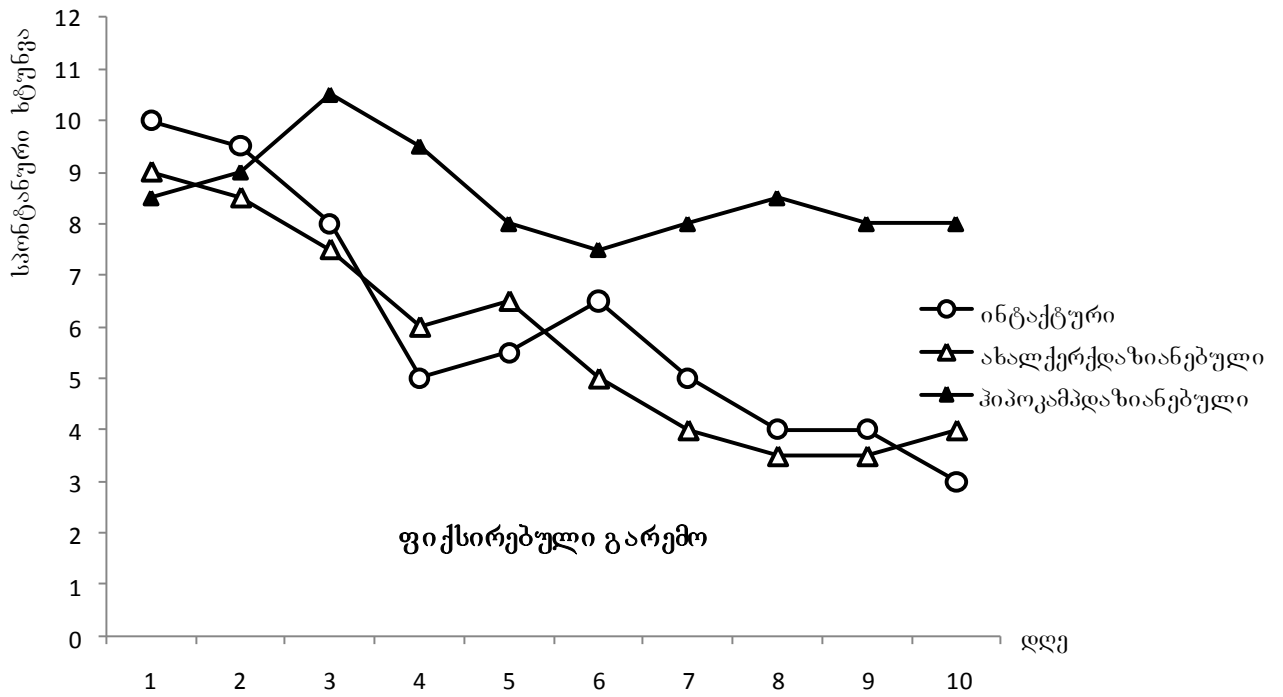
ფიქსირებული და ცვლადი გარემოები განსხვავდება ნეიტრალურ და მტკივნეულ გამღიზიანებელთა მოქმედების კანონზომიერებით. ფიქსირებულ გარემოში გამღიზიანებელთა მოქმედება ერთგვაროვანია, ცვლადში კი მათი მოქმედება ცვალებადია, შექმნილია უფრო რთული ვითარება ვიდრე ფიქსირებულში, ჩვენ გვაინტერესებდა დაგვედგინა ჰიპოკამპის დაზიანების გავლენა აქტიური თავდაცვითი ქცევის ხასიათზე ერთგვაროვანი იქნებოდა თუ განსხვავებული. ამიტომ სურათებზე (სურ. 3.9., 3.10. და 3.11) ჰისტოგრამულად შედარებულია დორსალური ჰიპოკამპის დაზიანების გავლენა აქტიური თავდაცვითი ქცევის გამომუშავების ყველა პარამეტრისათვის სხვადასხვა გარემოში. განსხვავები სარწმუნოება ნაჩვენებია ცხრილში (ცხრილი 3.10) ჰისტოგრამათა (სურ. 3.9) ანალიზი გვიჩვენებს, რომ ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებს გაქცევის რეაქციის გამომუშავება ცვლად გარემოში უფრო უჭირთ ვიდრე ფიქსირებულში. ეს კი მიგვანიშნებს იმაზე, რომ რაც უფრო რთულია ცხოველის მიერ გადასაწყვეტი ამოცანა, მით უფრო ძლიერად ვლინდება ჰიპოკამპის როლი. 14 დღის განმავლობაში ფიქსირებულ გარემოში თუ არ გამოვრიცხავთ სამ დღეს ჰიპოკამპდაზიანებული ცხოველების დასწავლის სიხშირე უფრო მაღალია ვიდრე ცვლად გარემოში. მე-15 დღეს ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებს ორივე გარემოში დასწავლის დონე ისეთივე აქვთ, როგორც ინტაქტურებს და ცდის ბოლომდე ხუთი დღის განმავლობაში გაქცევის ქცევის სიხშირეში განსხვავება არ არსებობს.



სურ. 3.6. აქტიური თავდაცვითი გაქცევის შენახვა (რეაქცია ნათურაზე)



სურ. 3.7. აქტიური თავდაცვითი არიდების შენახვა (რეაქცია დენზე)



სურ. 3.8. სპონტანური აქტივობა აქტიური თავდაცვითი ქცევის შენახვისას

ცხრილი 3.8.

სხვაობა ფიქსირებულ გარემოში აქტიური თავდაცვითი ქცევის
შენახვისას ოპერირებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევას
შორის

+ განსხვავება არ არსებობს, - განსხვავება სარწმუნოა

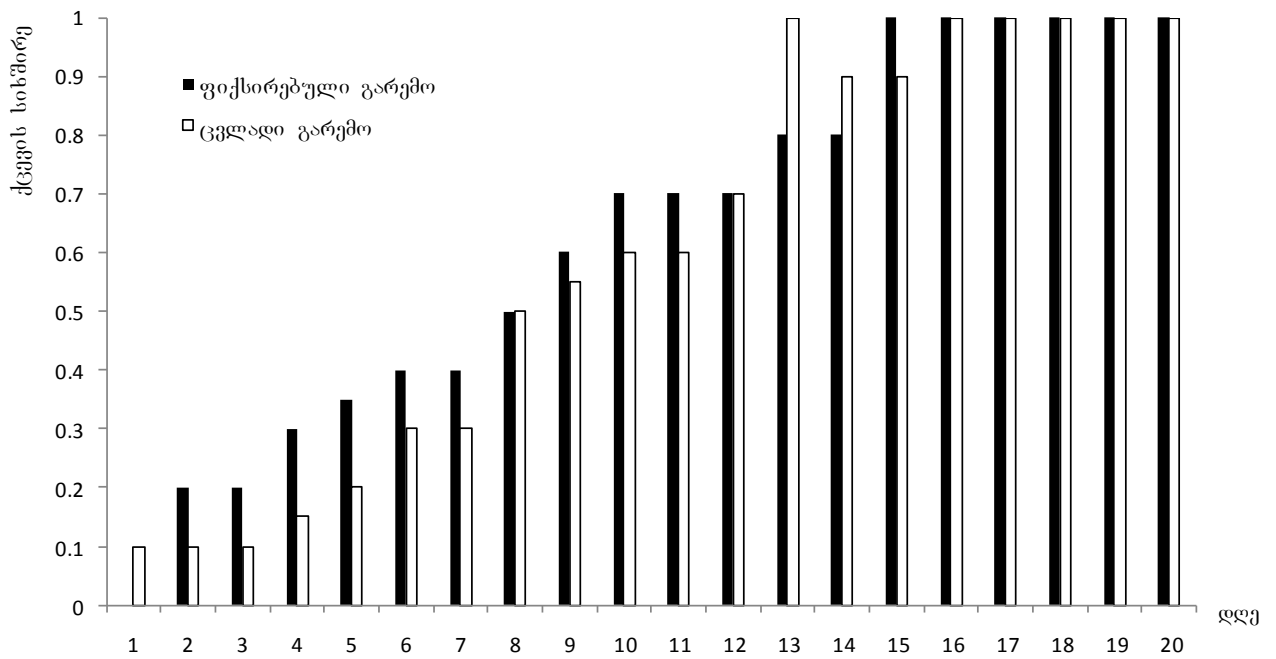
ცდის დღეები	სხვაობა ახალქერქდაზიანებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევებს შორის			სხვაობა დორსალურ ჰიპოკამპდაზიანებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევებს შორის		
	რეაქცია ნათურაზე	რეაქცია დენზე	სპონტანური აქტივობა	რეაქცია ნათურაზე	რეაქცია დენზე	სპონტანური აქტივობა
1	-	+	-	-	-	-
2	+	+	-	-	+	+
3	-	+	+	+	+	-
4	+	+	+	+	+	-
5	+	+	+	+	+	-
6	+	+	-	+	+	+
7	+	+	+	+	+	-
8	+	+	+	+	+	-
9	+	+	+	+	+	-
10	+	+	+	+	+	-

ცხრილი 3.9.

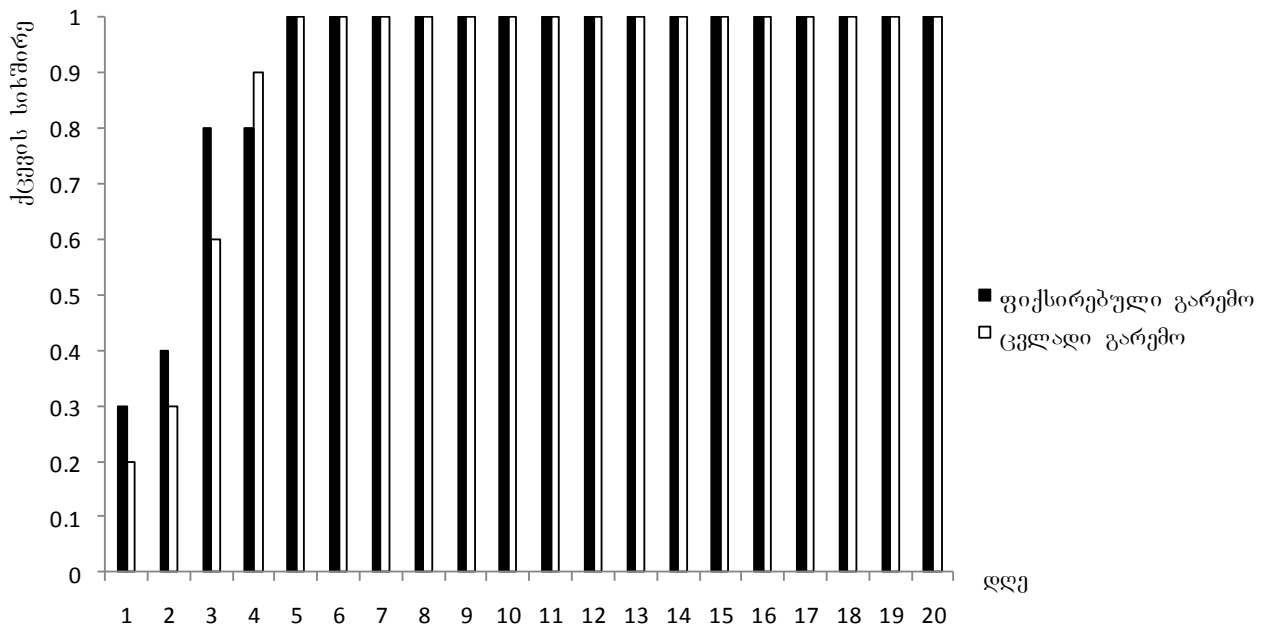
სხვაობა ცვლად გარემოში აქტიური თავდაცვითი ქცევის
შენახვისას ოპერირებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევას
შორის

+ განსხვავება არ არსებობს, - განსხვავება სარწმუნოა

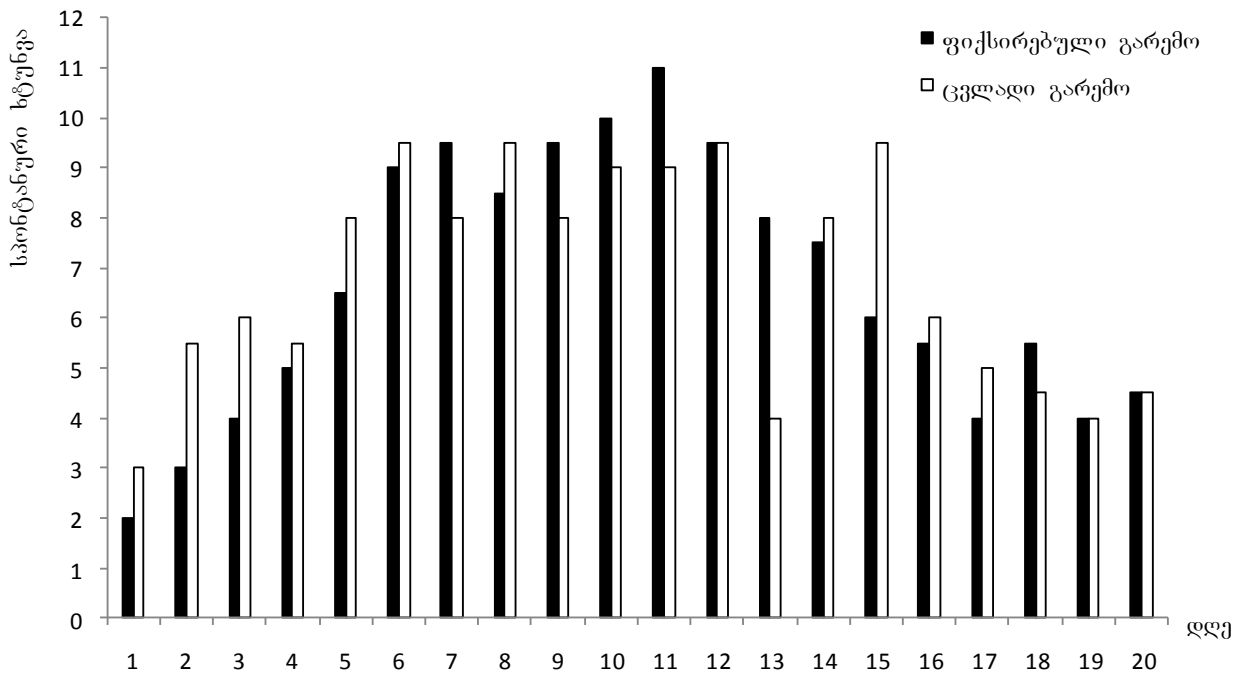
ცდის დღეები	სხვაობა ახალქერქდაზიანებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევებს შორის			სხვაობა დორსალურ ჰიპოკამპდაზიანებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევებს შორის		
	რეაქცია ნათურაზე	რეაქცია დენზე	სპონტანური აქტივობა	რეაქცია ნათურაზე	რეაქცია დენზე	სპონტანური აქტივობა
1	-	+	+	-	-	+
2	+	+	+	-	-	-
3	+	+	-	+	+	-
4	+	-	-	+	+	+
5	+	+	+	+	+	-
6	+	+	+	+	+	+
7	+	+	+	+	+	+
8	+	+	+	+	+	+
9	+	+	-	+	+	-
10	+	+	+	+	+	-



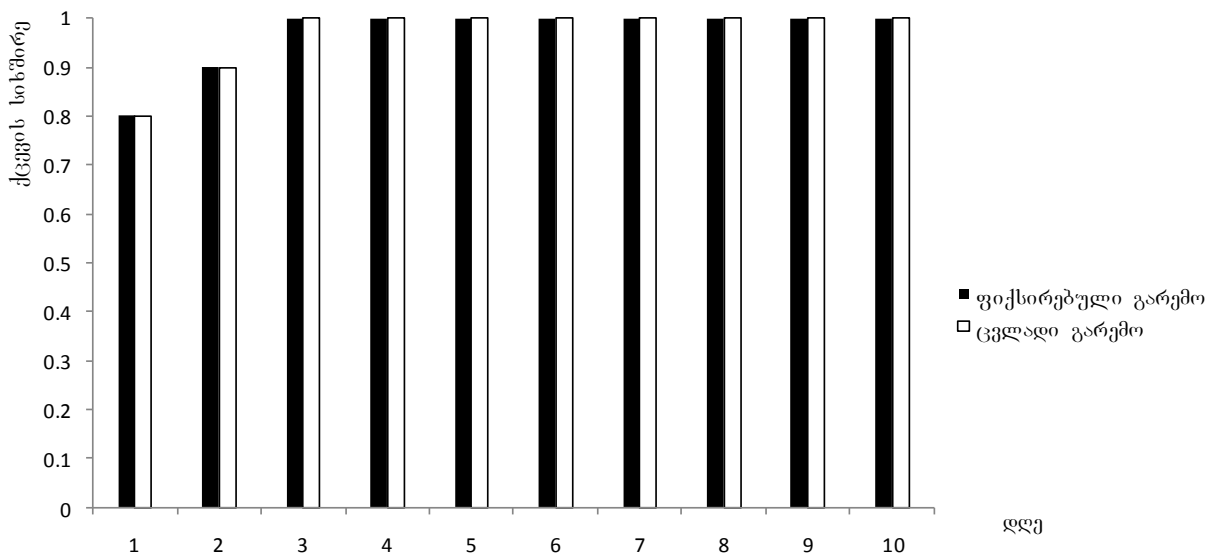
სურ. 3.9. ფიქსირებულ და ცვლად გარემოში აქტიური თავდაცვითი ქცევის გამომუშავებისას ჰიპოკამპის დაზიანების გავლენა გაქცევის რეაქციაზე. (რეაქცია ნათურაზე)



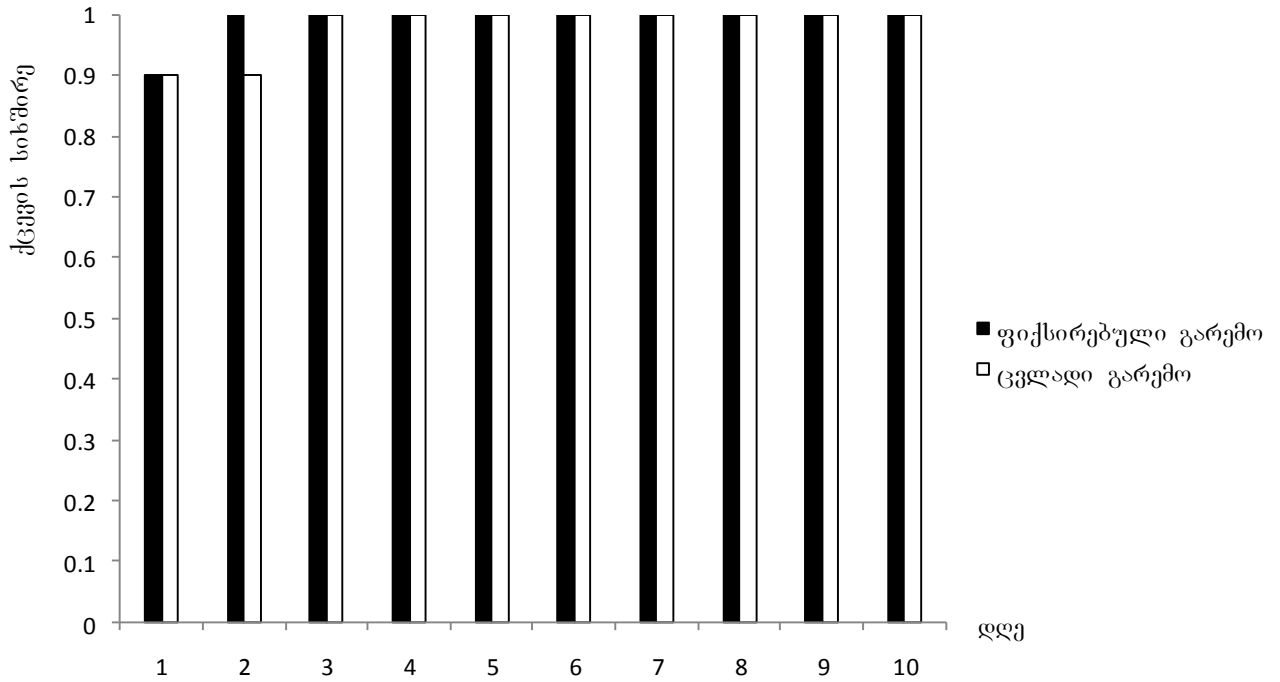
სურ. 3.10. ფიქსირებულ და ცვლად გარემოში აქტიური თავდაცვითი ქცევის გამომუშავებისას ჰიპოკამპის დაზიანების გავლენა არიდების რეაქციაზე (რეაქცია ღენზე)



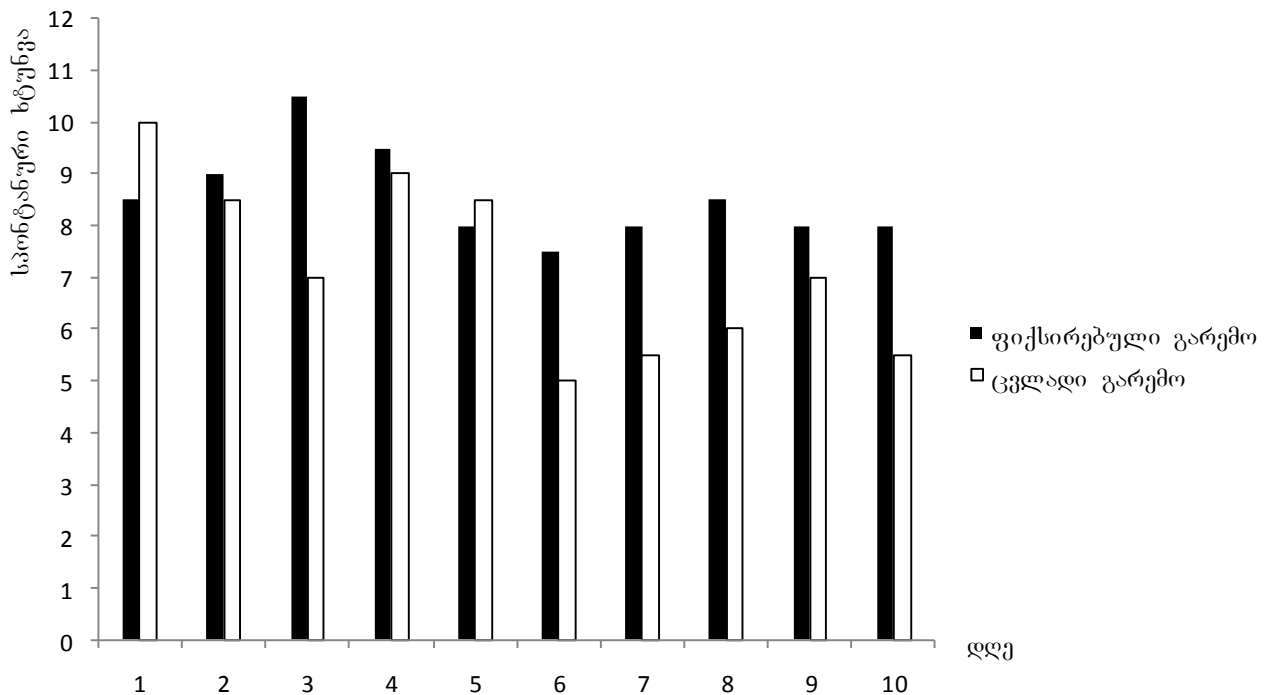
სურ. 3.11. ფიქსირებულ და ცვლად გარემოში აქტიური თავდაცვითი ქცევის გამომუშავებისას ჰიპოკამპის დაზიანების გავლენა სპონტანურ აქტივობაზე



სურ. 3.12. ფიქსირებულ და ცვლად გარემოში აქტიური თავდაცვითი ქცევის შენახვისას ჰიპოკამპის დაზიანების გავლენა გაქცევის რეაქციაზე. (რეაქცია ნათურაზე)



სურ. 3.13. ფიქსირებულ და ცვლად გარემოში აქტიური თავდაცვითი ქცევის შენახვისას ჰიპოკამპის დაზიანების გავლენა არიდების რეაქციაზე. (რეაქცია დენზე)



სურ. 3.14. ფიქსირებულ და ცვლად გარემოში აქტიური თავდაცვითი ქცევის შენახვისას ჰიპოკამპის დაზიანების გავლენა სპონტანურ აქტივობაზე

ცხრილი 3.10

სხვაობა ფიქსირებულ და ცვლად გარემოში ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველთა შორის აქტიური თავდაცვითი რეაქციის გამომუშავებისას

დღე	რეაქცია ნათურაზე	რეაქცია დენზე	სპონტანური აქტივობა
1	-	-	-
2	-	-	-
3	-	-	-
4	-	-	+
5	-	+	-
6	-	+	+
7	-	+	-
8	+	+	+
9	+	+	-
10	-	+	+
11	-	+	-
12	+	+	+
13	+	+	-
14	-	+	+
15	+	+	-
16	+	+	+
17	+	+	+
18	+	+	+
19	+	+	+
20	+	+	+

ცხრილი 3.11

სხვაობა ფიქსირებულ და ცვლად გარემოში ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველთა შორის აქტიური თავდაცვითი რეაქციის შენახვისას

დღე	რეაქცია ნათურაზე	რეაქცია დენზე	სპონტანური აქტივობა
1	+	+	-
2	+	-	+
3	+	+	-
4	+	+	+
5	+	+	+
6	+	+	-
7	+	+	-
8	+	+	-
9	+	+	+
10	+	+	-

არიდების (სურ. 3.10) ქცევის გამომუშავებაში ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში განსხვავება შეიმჩნევა მხოლოდ ცდის პირველი სამი დღის განმავლობაში. ცვლად გარემოში არიდების ქცევის სიხშირე უფრო დაბალია ვიდრე ფიქსირებულში. მომდევნო დღეებში განსხვავება არ შეიმჩნევა თუ არ

ჩავთვლით მეოთხე დღეს, როდესაც ცვლად გარემოში არიდების ქცევის სიხშირე უფრო მაღალია ვიდრე ფიქსირებულში.

აქტიური ქცევის გამომუშავებისას გაქცევის და არიდების რეაქციები უფრო დაბალი სიხშირით ვლინდება ცვლად გარემოში ვიდრე ფიქსირებულში. სპონტანური აქტივობისას შეიმჩნევა დიამეტრალურად საწინააღმდეგო მოვლენა. ცვლად გარემოში თაროზე ახტომა უფრო ხშირია ვიდრე ფიქსირებულში. სავარაუდოა, რომ ასეთი სურათი იქმნება იმიტომ, რომ ფიქსირებულ გარემოში ცხოველები უფრო სწრაფად ახერხებენ გამდიზიანებელთა მოქმედების კანონზომიერების აღქმას ვიდრე ცვლად გარემოში. თუ დავაკვირდებით სპონტანური აქტივობის (სურ. 3.11) დინამიკას შეიმჩნევა ექსპერიმენტის დასაწყისისას სპონტანური ხტუნვა დაბალია და შემდეგ იზრდება და მაქსიმუმს აღწევს მეოთხე დღეს. მომდევნო დღეებში აქტივობა ქვეითდება, მაგრამ სულ არ ქრება. ცხოველებს კიდევ აქვთ მტკივნეული გაღიზიანების შიში. ასეთი კანონზომიერება მუდავნდება ფიქსირებულ გარემოში. ანალოგიური სურათია ცვლად გარემოში, მაგრამ ექსპერიმენტის ბოლო დღეებში, როდესაც მცირდება სპონტანური აქტივობა, პროცესი მიმდინარეობს სტოქასტურად ხან იკლებს, ხან მატულობს. რაც იმით უნდა აიხსნას, რომ მტკივნეული გამდიზიანებლის მოქმედება შემთხვევითი ხასიათისაა.

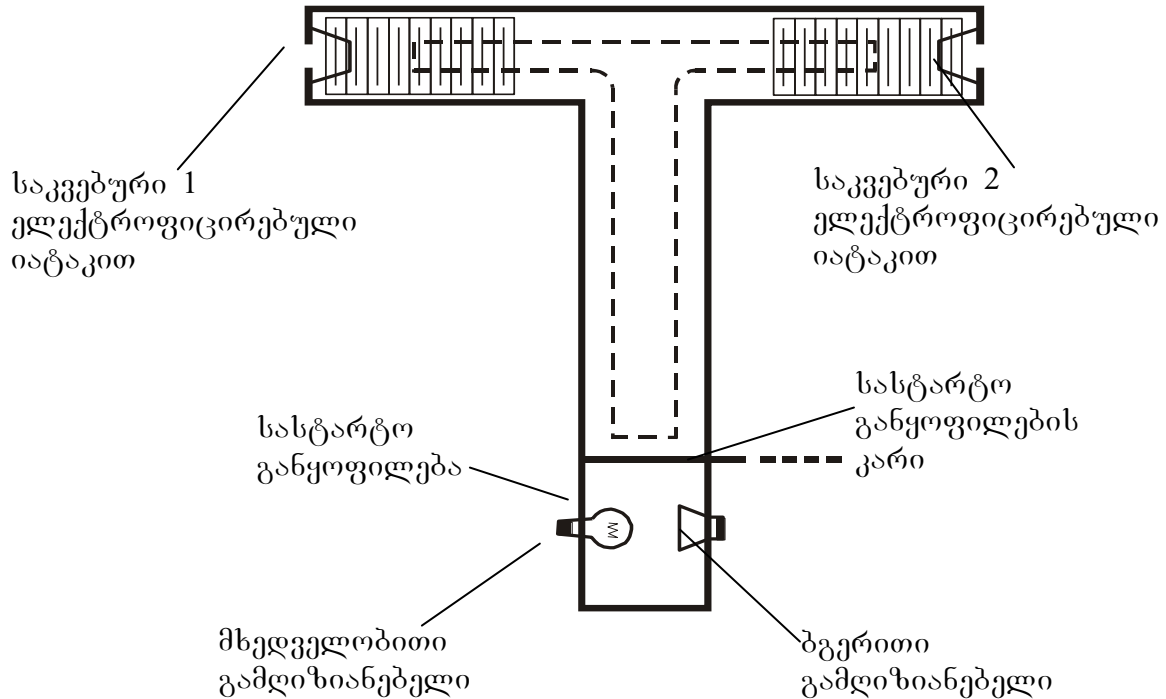
სხვადასხვა გარემოში გამომუშავებული აქტიური თავდაცვითი ქცევის შენახვის ტესტირებაში დორსალური ჰიპოკამპის დაზიანების გავლენის ხასიათი წარმოდგენილია ჰისტოგრამებით სურათებზე (სურ. 3.12. 3.13. და 3.14). განსხვავების სარწმუნოება ნაჩვენებია ცხრილში (ცხრილი 3.11).

გაქცევის და არიდების ქცევების შემთხვევაში ჰიპოკამპაზიანებულ ცხოველებში ცვლილებები არ შეიმჩნევა ფიქსირებულ და ცვლად გარემოში (სურ. 3.12., 3.13). განსხვავება შეიმჩნევა სპონტანურ აქტივობაში, რომელიც სტოქასტური ბუნებისაა (სურ. 3.14).

თავი 4
დორსალური ჰიპოკამპის კოაგულაციის გავლენა დაყოვნებული ქცევის ფორმირებაზე

4.1. დაყოვნებული რეაქციის მეთოდика

ექსპერიმენტი ჩატარდა საკვების კომპლექსურ აღქმაზე პირდაპირი დაყოვნებული რეაქციის მოდიფიცირებული მეთოდით (Цагарели 1985). ცდები ტარდებოდა T-ს მაგვარ ლაბირინთში. კაბინის სქემატური სურათი მოცემულია სურათზე (სურ. 4.1).



სურ. 4.1. T-ს მაგვარი ლაბირინთის სქემა

ცხოველებს საკვები ეძლეოდათ სხვადასხვა საკვებურიდან შემთხვევითი მიმდევრობით. ეს მიმდევრობა დადგენილია სტატისტიკური გამოცდების მეთოდით მონტე-კარლოს მეთოდით. ამავე მეთოდითაა დადგენილი თითოეული სინჯისათვის დაყოვნებისა და სინჯთაშორისი ინტერვალების ხანგრძლივობა პირველი დღიდან სამუშაოს ბოლომდე. ამ გზით შედგენილ იქნა დროით-სივრცითი პროგრამა.

ცხრილი 4.1.

ცდის ოქმი №8

11.05.2003

• - განსჯითი ქცევა; □ – მოკლე გრუმინგი; ■ – გრძელი გრუმინგი

ექსპერიმენტის ჩატარების დროით-სივრცული პროგრამა					დაყოვნებამდელი ქცევები					დაყოვნებული ქცევები		
სინჯთა თანამიმდევრობა დაწვების და დამთავრების დრო	საკვებური საკვებით	სინჯთა შორის ინტერვალი წუთებში	დაყოვნების სანგრძლივობა წამებში	სასტარტო განყოფილებიდან გამოსვლა	სწორი სვლა	ჭამა ან არა	კორექცია	სასტარტო განყოფილებაში დაბრუნება	სასტარტო განყოფილებიდან გამოსვლა	სწორი სვლა	სასტარტო განყოფილებაში დაბრუნება	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0	10.00	1					0	1	0			
1		1	3	30	1	1	1	1	1	1	1	0
2		2	5	30	0	1	0	1	0	1 □	1	0
3		1	1	30	1 •	1	0	1	0	1	0	1
4		2	2	30	1	1	0	1	1	1	1	0
5		2	3	30	1 ■	1	1	1	0	1	0	0
6		1	4	30	1	1	0	1	0	1	1	1
7		1	3	30	1	1	1	1	0	1	1	0
8		1	2	30	1 •	1	0	1	0	1	1	1
9		2	5	30	1	1	0	1	0	1 •	0	0
10	11.43	2	2	30	1	1	1	1	0	1	1	0

კვლევის ამოცანას შეადგენდა ცხოველთა ქცევებიდან ამოგვეკრიფა ის ალგორითმები, რომლებიც დასწავლის შედეგად უადვილებდათ საკვების მოპოვებას დაყოვნებამდელ ქცევაში. ამ მიზნით ცხოველების მიერ შესრულებული ქცევები დაყვავით ორ ჯგუფად: პირველს წარმოადგენს ქაოტური ალგორითმები, რომლებშიც არ მქონდა გარემო პირობების ცოდნა; მეორე - ოპტიმალურ ალგორითმებში იგრძნობა საკვების მოპოვებისას დასწავლის გავლენა, ცხოველი სწრაფად პოულობს მას. ამიტომ შესაძლებელი გახდა დაყოვნებული რეაქციის მაქსიმუმის დადგენა ორივე ჯგუფისათვის. ცხოველებს საკვები ეძლეოდათ დროით-

სივრცული პროგრამის მიხედვით, სხვადასხვა საკვებურში თითოეული სინჯისათვის განსაზღვრული დაყოვნებითა და სინჯთაშორისი ინტერვალების ხანგრძლიობით პირველი დღიდან სამუშაოს ბოლომდე. ამ პროგრამას მინიმუმამდე დაჰყავს ცდის პროცესში ექსპერიმენტატორის სუბიექტური ჩარევა და სხვადასხვა ცხოველებთან ერთიდაიგივე პირობებში დაყოვნებული რეაქციების ფორმირების სტატისტიკური მეთოდებით შესწავლის საშუალებას იძლევა.

დღის განმავლობაში ტარდებოდა 10 სინჯი. თითოეული სინჯი ორი ფაზისაგან შედგებოდა. პირველი - დაყოვნებამდელი ქცევა, რომლის დროსაც ცხოველს საშუალება ეძლეოდა საკვებურებს შორის სიარულისა არაუმეტეს ორისა, მეორე - დაყოვნებული ქცევა, როდესაც საკვებურებს შორის სიარული იზღუდებოდა. არასწორი რეაქციის შემთხვევაში, საკვებურის შეცდომით შერჩევისას, ვირთაგვას ვაბრუნებდით სასტარტო განყოფილებაში საკვების გარეშე და გადავდიოდით შემდეგ სინჯზე. დაყოვნებამდელ ქცევაში აუცილებელია ერთ-ერთი საკვებურიდან საკვების მიღება. ყველა ეს რეაქცია შეიტანება ცდის ოქმში (ცხრილი 4.1). ოქმში 1 აღნიშნავს, რომ ვირთაგვა თვითონ ახორციელებს მოქმედებას 5 წამის განმავლობაში, 0 - ექსპერიმენტატორი ერევა ცდაში. საკვებურის შერჩევისას 1 აღნიშნავს, რომ ცხოველი სწორად მიდის იქ, სადაც ადრე ჭამა, 0 - შეცდომით. ოქმში ვიღებთ ნოღებისა და ერთების თანამიმდევრობას, რაც საშუალებას გვაძლევდა დაგვეხასიათებინა ცხოველთა ქცევები და დაგვედგინა დასწავლის ალგორითმი (Баруга-Рид, 1997, Розенлатт, 1965). ვირთაგვას ქცევის ალგორითმი ხუთციფრიანია. მაგ. 11001 პირველი ციფრი აღნიშნავს სასტარტო განყოფილებიდან დამოუკიდებელ გამოსვლას, მეორე - საკვებურის მდებარეობა წინა სინჯთან შედარებით, მესამე - საკვები შეჭამა თუ არა, მეოთხე - ქცევის კორექცია, საწინააღმდეგო საკვებურთან მირბენა, მეხუთე - სასტარტო კაბინაში დაბრუნება.

სხვა ქცევით პარამეტრებთან ერთად ფიქსირდებოდა განსჯითი ქცევები. ცდის ოქმებიდან დგინდებოდა განსჯითი ქცევის რაოდენობა და მის შემდეგ განხორციელებულ სწორ და მცდარ სვლათა სიხშირეები.

დაყოვნებამდელი ქცევის თეორიული ალგორითმების რაოდენობა არის 2⁵ ე.ი. 32. ეს ალგორითმები მოცემული ცხრილში (ცხრილი 4.2). ამ 32 ალგორითმიდან ექსპერიმენტში ხორციელდებოდა მხოლოდ 15. ქაოტური ალგორითმი შეიღია ოპტიმალური - რვა (ცხრილი 4.3).

ცხრილი 4.2
დაყოვნებადელი ქცევის ალგორითმები

რიგითობა	ალგორითმი	რიგითობა	ალგორითმი
1	00000	17	10000
2	00001	18	10001
3	00010	19	10010
4	00011	20	10011
5	00100	21	10100
6	00101	22	10101
7	00110	23	10110
8	00111	24	10111
9	01000	25	11000
10	01001	26	11001
11	01010	27	11010
12	01011	28	11011
13	01100	29	11100
14	01101	30	11101
15	01110	31	11110
16	01111	32	11111

ცხრილი 4.3
ქაოტური და ოპტიმალური ალგორითმები

ქაოტური ალგორითმი	ექსპერიმენტატორის ჩარევის რაოდენობა	ცხოველის მიერ განხორციელებულ ქცევის რაოდენობა	ოპტიმალური ალგორითმი	ექსპერიმენტატორის ჩარევის რაოდენობა	ცხოველის მიერ განხორციელებულ ქცევის რაოდენობა
00011	3	2	11011	1	4
00101	3	2	11101	1	4
00111	2	3	11111	0	5
01011	2	3	01101	2	3
11010	2	3	01111	1	4
11100	2	3	10011	2	3
11110	1	4	10101	2	3
			10111	1	4

პირდაპირი დაყოვნებული რეაქციების მეთოდით ჩატარებული ექსპერიმენტი საშუალებას გვაძლევს დაყოვნების მაქსიმუმის დადგენასთან ერთად დავაკვირდეთ ცხოველთა დასწავლის პროცესს, გამოვყოთ ოპტიმალური ალგორითმი, რომლის მეშვეობითაც ცხოველი მინიმალურ შეცდომას უშვებს და მაქსიმალურად მოიპოვებს საკვებს. ალგორითმებს არ ვაფიქსირებთ დაყოვნების დროს ვინაიდან ცხოველი თუ სწორად არ მივიდა საკვებურთან და საკვები არ მიიღო, მას ვაბრუნებთ სასტარტო განყოფილებაში. დაყოვნებამდე ქცევაში საკვების მიღება აუცილებელია.

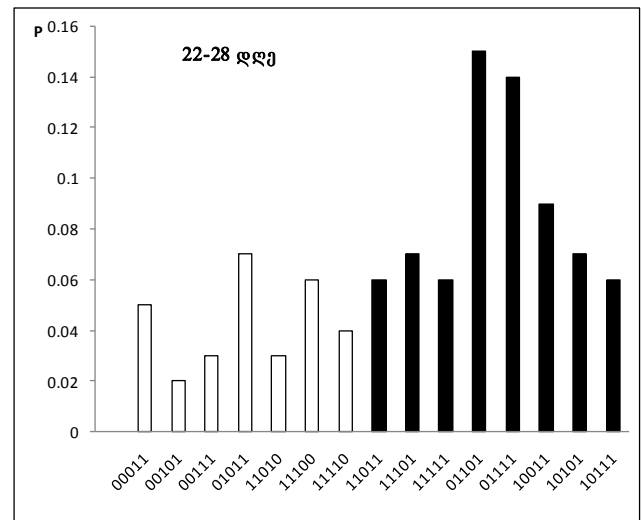
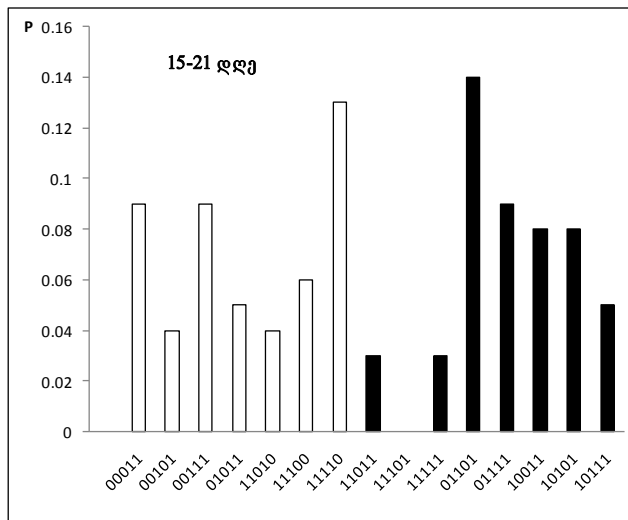
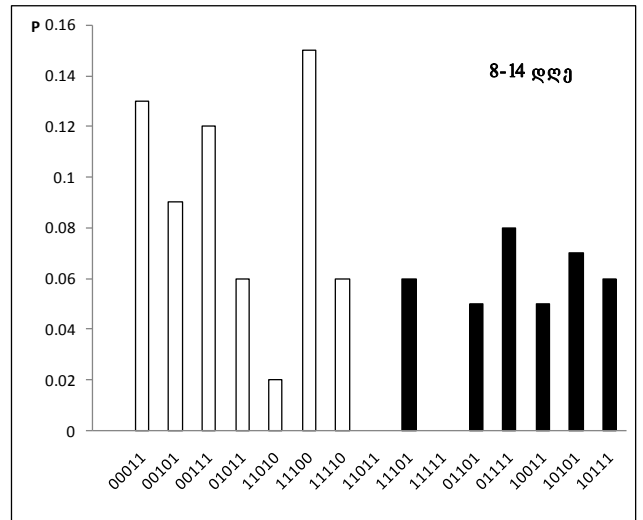
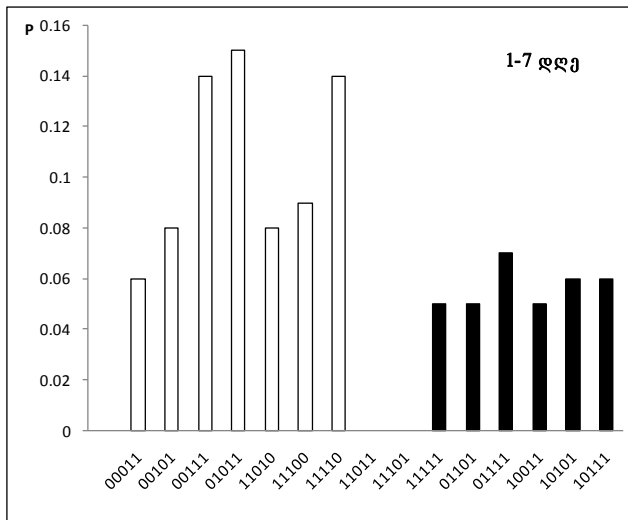
4.2. ექსპერიმენტის შედეგები

ექსპერიმენტის შედეგების ანალიზი მეტყველებს იმაზე, რომ ცხოველები კარგად ეგუებიან გარემოს. მათი ოპტიმალური ალგორითმების განხორციელების სიხშირეები დროთა განმავლობაში იზრდება. თუ ექსპერიმენტის პირველი შვიდი დღის განმავლობაში ქაოტურ ალგორითმთა განხორციელების სიხშირეები ჭარბობს ოპტიმალურისას, მომდევნო დღეებში კი სურათი დიამეტრალურად იცვლება (სურ. 4.2). ეს მონაცემები ეხება ერთ ინტაქტურ ცხოველს.

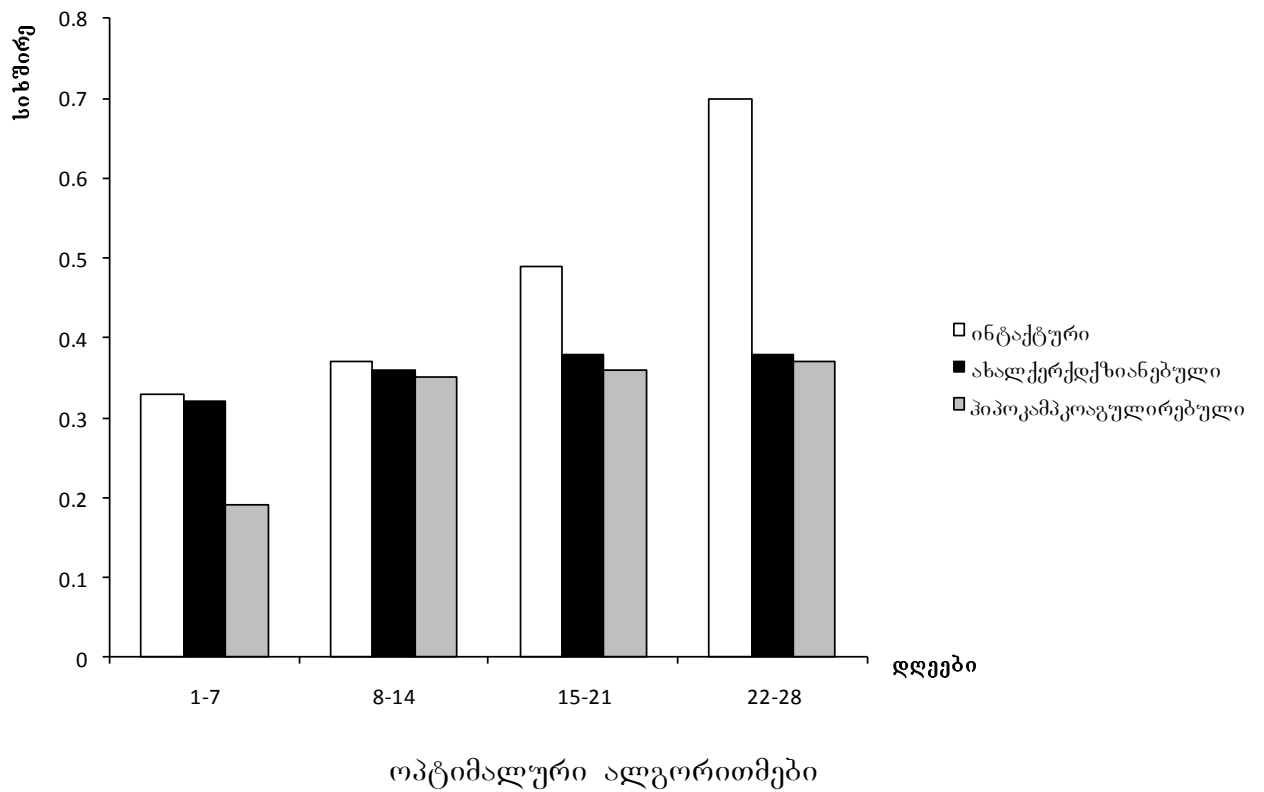
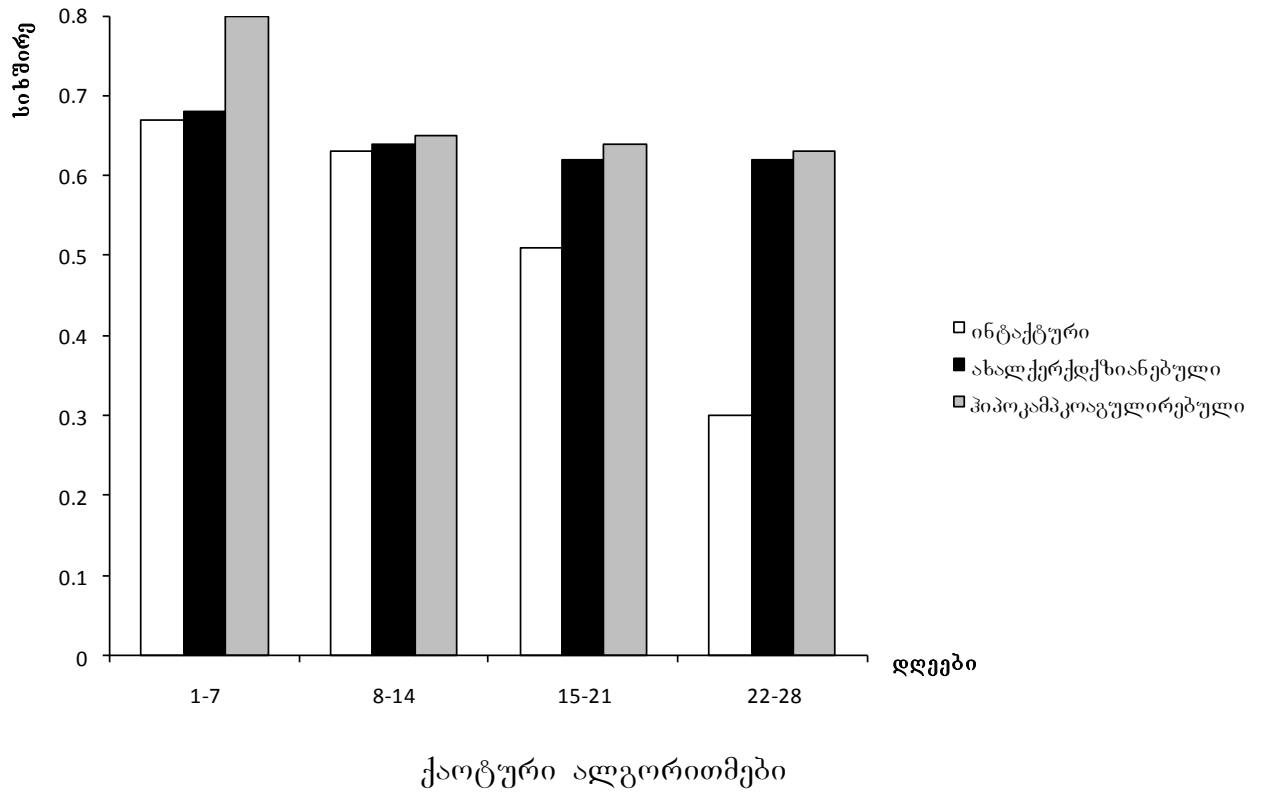
ქაოტურ და ოპტიმალურ ალგორითმთა შვიდდღიანი გასაშუალოებული სიხშირეები ნაჩვენებია სურათზე (სურ. 4.3). ჰისტოგრამაზე კარგად ჩანს ოპტიმალურ ალგორითმთა სიხშირის მატება.

დაყოვნებული ქცევის მოდიფიცირებული მეთოდი საშუალებას იძლევა დავადგინოთ ის აქტიური დრო, რომელსაც ცხოველი ანდომებს ათი სინჯის შესრულებას. სურათზე (სურ. 4.4) ნაჩვენებია ექსპერიმენტის დაწყებიდან დამთავრებამდე ის აქტიური დრო, რომელსაც ანდომებენ ინტაქტური და ოპერირებული ვირთაგვები. მრუდები ნათლად გვიჩვენებს, რომ ჰიპოკამპდაზიანებული ცხოველები უფრო მეტ დროს ანდომებენ ცდის შესრულებას ვიდრე ინტაქტურები.

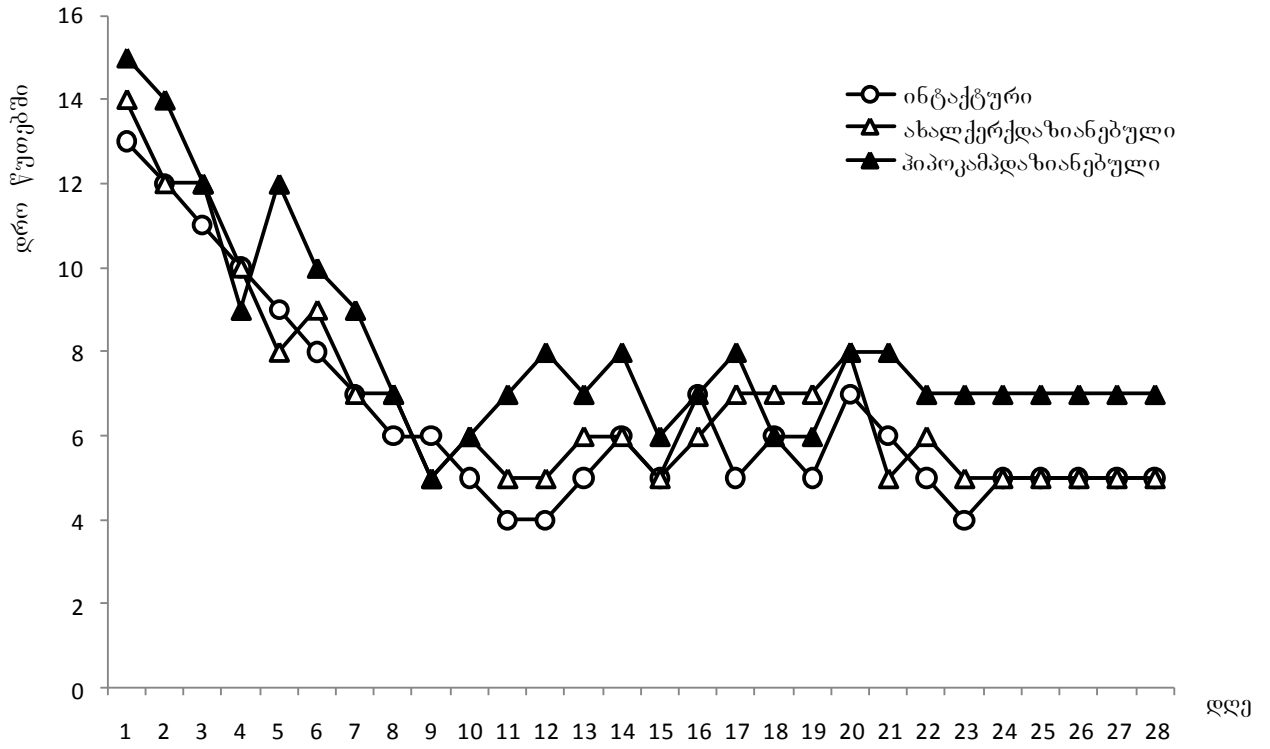
ცხოველთა დასწავლის ერთერთ კარგ მაჩვენებელს წარმოადგენს ის, თუ რამდენჯერ ერევა ექსპერიმენტატორი ცდაში. ამ პროცესის დინამიკა წარმოდგენილია სურათზე (სურ. 4.5). მრუდები გვიჩვენებს, რომ ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში ათი დღის განმავლობაში ექსპერიმენტატორი უფრო ხშირად ერევა ექსპერიმენტში ვიდრე ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებულ ცხოველებში. მომდევნო დღეებში განსხვავება სტატისტიკურად აღარ არსებობს. ეს კი იმის მაჩვენებელია, რომ ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებს დასწავლა უჭირთ.



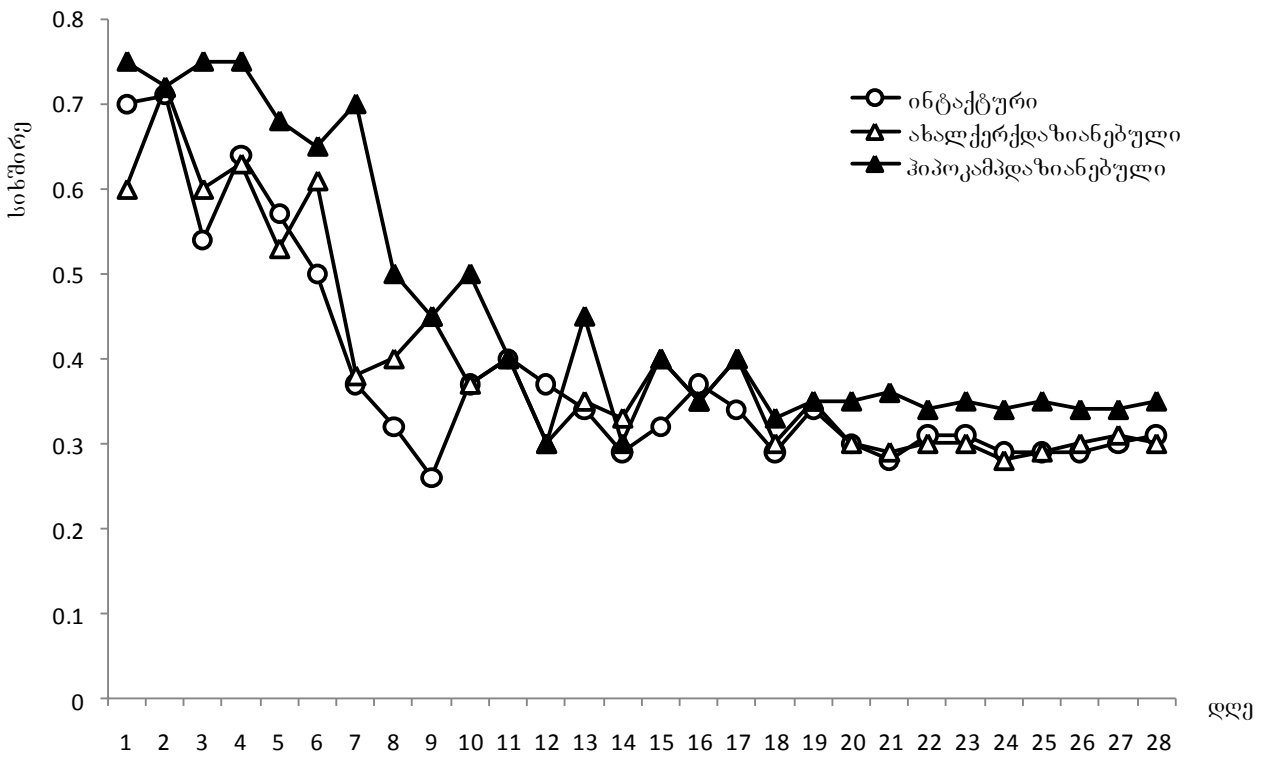
სურ. 4.2. საკვების მოპოვების დაყოვნებამდე ქცევითა სხვადასხვა ალგორითმების განხორციელების სიხშირეები ერთი ინტაქტური ცხოველისათვის. თეთრად აღნიშნულია ქაოტური ალგორითმები, შავად – ოპტიმალური



სურ. 4.3. ექსპერიმენტში მონაწილე სამივე პოპულაციის ცხოველების ქაოტური და ოპტიმალური ალგორითმების გასაშუალოებული სისშირეების დინამიკა დღეების მიხედვით



სურ. 4.4. ცხოველების მიერ განხორციელებული ექსპერიმენტის აქტიური დრო



სურ. 4.5. ექსპერიმენტატორის ჩარევის სისშირე

დაყოვნების მაქსიმუმს ვიკვლევდით როგორც მოკლევადიანი, ასევე გრძელვადიანი მეხსიერებისათვის ცალ-ცალკე. მოკლევადიანს ვუწოდებდით მეხსიერებას რომელიც ვირთავებში ნარჩუნდება რამოდენიმე წამს. ხოლო მეხსიერებას, რომელიც ვლინდება სწორ პასუხში რამოდენიმე საათის ან დღის განმავლობაში, ვუწოდეთ ხანგრძლივი.

ესპერიმენტი ტარდებოდა ორ სერიად. პირველში ვიკვლევდით მეხსიერებას ოპერირებულ ცხოველებში ანუ ვატარებდით ოპერაციას და შემდეგ ვადგენდით დაყოვნების მაქსიმუმს. ამ სერიაში გამოვიკვლიეთ მოკლე და გრძელვადიანი მეხსიერება. შედეგები მოცემულია ცხრილებში (ცხრილი 4.4, 4.5).

გრძელვადიანი მეხსიერების შესწავლისას ცდები ტარდებოდა ერთიდაიგივე ცხოველებზე სხვადასხვა ექსპერიმენტულ პირობებში. ვირთავას ყოველთვის ვაძლევდით საკვების მიღების საშუალებას ახალ ადგილზე. შემდეგ გაგვყავდა ცდიდან. გარკვეული დროის, რამოდენიმე საათის ან დღის შემდეგ ვაბრუნებდით. ამ ცდების შედეგები მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 4.4).

ცხრილი 4.4

ლაბორინტში გრძელვადიანი მეხსიერების განხორციელების
სიხშირე ინტაქტურ და ოპერირებულ ვირთავებში

ცხოველები	დაყოვნების ხანგრძლივობა საათებში			
	24	48	72	96
ინტაქტურები	0.7	0.6	0.5	0.4
დორს. ჰიპოკამპდაზიანებულები	0.6	0.6	0.5	0.5
ახალქერქდაზიანებულები	0.7	0.6	0.5	0.4

ცხრილი 4.5

ლაბორინტში დაყოვნებული რეაქციების განხორციელების სიხშირე
სხვადასხვა ალგორითმისას ინტაქტურ და ოპერირებულ ვირთავებში

ცხოველები	ალგორითმის ტიპი	დაყოვნების ხანგრძლივობა წამებში									
		1	5	10	15	20	25	30	40	60	90
ინტაქტურები	ქაოტური	0.8	0.8	0.9	1	0.8	0.7	0.6	0.5	0.5	0.5
	ოპტიმალური	1	1	1	1	1	1	1	0.9	0.8	0.7
დორს. ჰიპოკამპ- დაზიანებულები	ქაოტური	0.5	0.6	0.7	0.6	0.4	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
	ოპტიმალური	1	0.9	1	1	0.8	0.6	0.5	0.4	0.5	0.5
ახალქერქდაზიან- ებულები	ქაოტური	0.6	0.7	0.9	0.8	0.8	0.7	0.6	0.4	0.5	0.5
	ოპტიმალური	1	1	1	1	0.9	1	0.9	0.9	0.7	0.8

ჩვენ შევეცადეთ დაგვედგინა კორელაცია დაყოვნებამდელი ქცევის ალგორითმსა და მეხსიერებას შორის. თითოეულ ჯგუფში გამოვყავით ცხოველები რომელთაც მეტნაკლებად ჰქონდათ გამომუშავებული ოპტიმალური ალგორითმი ამ ჯგუფისათვის, ისევე როგორც ქაოტური ალგორითმის მქონე ცხოველებისათვის,

გამოვთვალეთ სწორი პასუხების განხორციელების სიხშირე. შედეგები მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 4.5).

ის რასაც ცხოველი აკეთებს, დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა ხდება მის გარშემო. ამ მიზნით დაყოფილებული რეაქციების კლასიკურ მეთოდოლოგიაში შევიტანეთ ქცევის თავისუფლება დაყოფილებულ რეაქციებში, ცხოველს შეეძლო მოეძებნა საკვები ერთ-ერთ საკვებურში.

დაყოფილებულ რეაქციებში ორი საკვებურის პირობებში არსებობს საკვებიანი და უსაკვებო საკვებურის ხატი. დროის პროგრამის შესაბამისად ექსპერიმენტატორი ცვლის საკვების მდებარეობას, შესაბამისად აღქმის საფუძველზე იცვლება ხატები. ქცევის სქემას ჩვენ ვახასიათებთ თანამიმდევრული რეაქციების, რომელთაც ცხოველი საკვებთან მიჰყავთ, ალგორითმით. თეორიულად აღწერილია ალგორითმის ყველა შესაძლო ვარიანტი. ალგორითმები დაყოფილია ორ ჯგუფად: ქაოტურ და ოპტიმალურად. ქაოტურ ალგორითმს მიზნამდე შემთხვევითი გზით მიჰყავს. პირველ დღეებში ქაოტური ალგორითმები ჭარბობს ოპტიმალურზე. მომდევნო დღეებში ოპტიმალურთა რაოდენობა იზრდება.

ოპტიმალური ალგორითმი მიუთითებს იმაზე, რომ ცხოველს შეეძლება საექსპერიმენტო გარემოს ხატი, იგი მიზანმიმართულად მოქმედებს, მიზანთან უმოკლესი გზით მიდის და ზოგჯერ თვითონ ბრუნდება სასტარტო განყოფილებაში.

ცხოველის დაყოფილებული ქცევის ალგორითმული აღწერა ამდირებს დაყოფილებული რეაქციების მეთოდოლოგიას, იგი უფრო ინფორმატიული ხდება. ჩვენ შეგვიძლია ერთდროულად დავადგინოთ სივრცითი მექსიერების ხანგრძლივობა და გამოვარკვიოთ ქცევის სტრუქტურა, ვიპოვოთ კორელაცია მექსიერებასა და ქცევას შორის. საინტერესოა რა ირღვევა ოპერაციის შემდეგ მექსიერება, ქცევის სტრუქტურა თუ ორივე ერთად?

დაყოფილების ოპტიმუმის დადგენით საინტერესო სურათი ჩნდება. თუ გავაანალიზებთ ცხრილს 4.5, დაინახავთ, რომ ინტაქტური ცხოველების ქაოტურ ალგორითმზე დაყოფილების მაქსიმუმი მერყეობს 10-15 წამში, ხოლო ოპტიმალური ალგორითმის პირობებში დაყოფილების მაქსიმუმი 40 წამია.

ახალქერქდაზიანებულ ცხოველებში ქაოტური ალგორითმის შემთხვევაში დაყოფილების მაქსიმუმი ისეთივეა როგორც ინტაქტურებში 10-15 წამი. ოპტიმალურ ალგორითმიანი ცხოველების დაყოფილების მაქსიმუმი 30-40 წამია, ე.ი. ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებულ ცხოველთა მექსიერება ერთგვაროვანია.

დორსალურ ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში სხვა სურათია. ამ ცხოველთა დამახსოვრების მაჩვენებელი განსხვავდება ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებული ცხოველებისაგან. ამ ჯგუფის ქაოტურ ალგორითმიან ცხოველებს 10 წამიანი დამახსოვრება ძალიან დაბალი სიხშირით ხორციელდება, იგი 0.7-ს არ აღემატება. მათ მექსიერება დაქვეითებული აქვთ. ოპტიმალურ ალგორითმიანების დაყოფილების მაქსიმუმი მერყეობს 10-15 წამამდე.

ჩანს, რომ დორსალური ჰიპოკამპის კოაგულაციის შემდეგ ცხოველებს ინტაქტურებთან შედარებით დაქვეითებული აქვთ ოპტიმალური ალგორითმების განხორციელების სიხშირე. საინტერესოა ის ფაქტი, ჰიპოკამპდაზიანებული ცხოველები არ აღწევენ ინტაქტურების დონეს მთელი ექსპერიმენტის განმავლობაში.

ოპტიმალური ალგორითმის ეფექტის შესწავლამ აჩვენა, რომ დორსალური ჰიპოკამპის ფუნქციასთან მჭიდროდაა დაკავშირებული ოპერატიული სამუშაო მექსიერება. ჰიპოკამპექტომირებულ ცხოველებს არ შეუძლიათ მიზნის მისაღწევად ქცევის სტრუქტურის გამომუშავება.

ცხოველებს, რომელთაც გამომუშავებული ჰქონდათ ოპტიმალური ალგორითმი, სწორი პასუხების განხორციელების სიხშირე მაღალია იმ ვირთაგვებთან შედა-

რებით, რომლებშიც პრევალირებს ქაოტური ალგორითმები. ასეთი კანონზომიერება სამართლიანია როგორც ინტაქტური, ასევე ოპერირებული ცხოველებისათვის.

დაყოვნებული რეაქციების აღწერილი მეთოდისას ექსპერიმენტი ვალიდური რჩება, ექსპერიმენტატორის ჩარევა მინიმუმამდეა დაყვანილი. ექსპერიმენტი დაგეგმილი ხდება და ჩნდება ქცევის სხვადასხვა დონეზე გამოკვლევის საშუალება, როდესაც ცხოველს შეუძლია ამოხსნას ან არ ამოხსნას მიზნის მიღწევის ამოცანა.

ნაშრომში მეხსიერება განიხილება არა როგორც იზოლირებული ფუნქცია, არამედ ცხოველის ტვინში გარემოს პროცესების ასახვის ნაწილი. მეხსიერება უზრუნველყოფს მიწოდებული ინფორმაციის არა მარტო აღწარმოებას, არამედ აღქმასაც.

ცხრილის (ცხრილი 4.5) ანალიზი გვიჩვენებს, რომ ჰიპოკამპექტომირებულ ცხოველებში ახალი ინფორმაციის გადამუშავება ინტაქტურ ცხოველებთან შედარებით გართულებულია. ეს დაიკვირვება როგორც სწორი პასუხების განხორციელების სიხშირეში, ასევე დაყოვნების მაქსიმუმშიც.

ინტაქტურ ცხოველებს, რომელთაც დაუდგინდათ დაყოვნების მაქსიმუმი, დორსალური ჰიპოკამპის დაზიანების შემდეგ ალგორითმის გამომუშავებული სქემა ერღვევათ და შესაბამისად უმცირდებათ დაყოვნების ხანგრძლივობის მაქსიმუმი

მიღებული მონაცემების მიხედვით დორსალური ჰიპოკამპი მონაწილეობს როგორც სენსორული ინფორმაციის გადამუშავებაში, ასევე განმტკიცებული ინფორმაციის აღწარმოებაში. ინფორმაციის გადამუშავებაში დორსალური ჰიპოკამპი უფრო აქტიურ როლს ასრულებს ვიდრე აღწარმოებაში.

დორსალური ჰიპოკამპის დაზიანება არ მოქმედებს გრძელვადიან მეხსიერებაზე. უნდა აღინიშნოს, რომ გრძელვადიანი მეხსიერება არ აქვთ ინტაქტურ ცხოველებსაც თუ არ ჩავთვლით 24 და 48 საათიან დაყოვნებებს, როდესაც სწორი პასუხების სიხშირეა 0.6 - 0.7 (ცხრილი 4.4.)

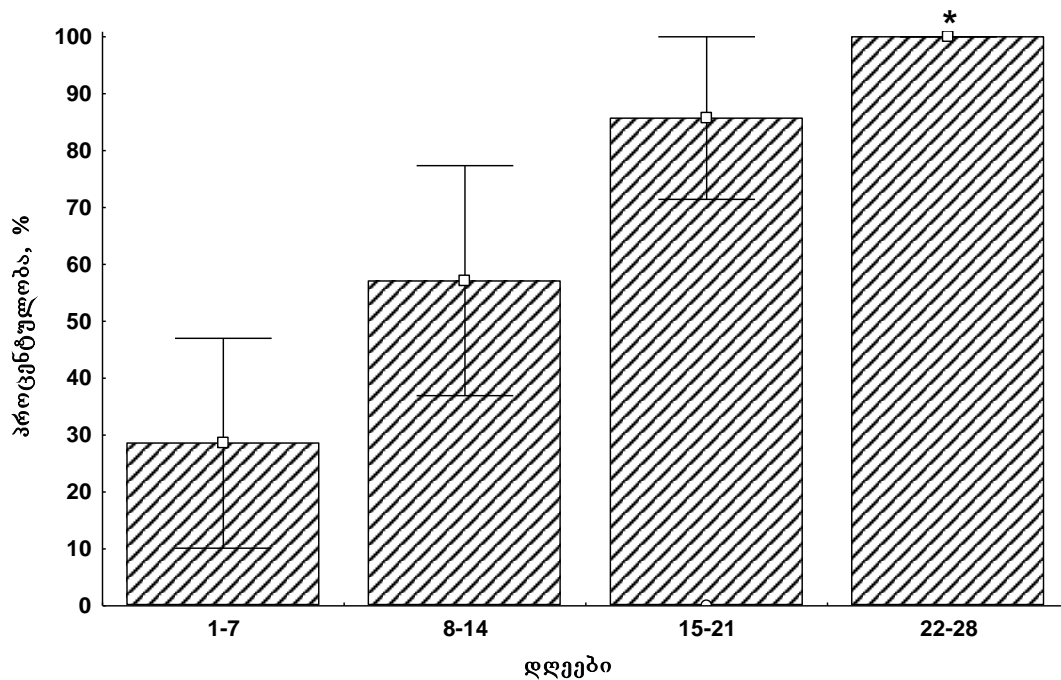
ჩვენს მიერ წარმოდგენილი დაყოვნებული რეაქციების პირდაპირი მეთოდით ცდების ჩატარების მოდელი დაყოვნებამდელ რეაქციებში ცხოველს აძლევს მოქმედების თავისუფლებას, ისინი საკვებს თვითონ ეძებენ ორიდან ერთ-ერთ საკვებურში. ეს მოდელი უფრო ინფორმატიულია იმასთან შედარებით, როდესაც ექსპერიმენტატორს თავად მიყავს ცხოველი საკვებურთან. ამ თავში აღწერილი მეთოდიკა იმ რეაქციების თანამიმდევრობის დადგენის საშუალებას იძლევა, რომელთაც ცხოველი მიზნამდე, საკვებამდე, მიჰყავთ. ქცევაში სახეზეა ცალკეული რეაქციების თანამიმდევრობა ან სისტემატურობა, რომლებიც მოქმედებენ არა როგორც ინდივიდუალური ელემენტები, არამედ როგორც ერთი მთლიანი. გვეძლევა ცხოველის ქცევის ალგორითმულად აღწერის საშუალება. ალგორითმი ორი ტიპისაა – ქაოტური და ოპტიმალური. ქაოტურია ალგორითმი, როდესაც ვირთაგვა საკვებს შემთხვევით პოულობს. ოპტიმალურია ის ალგორითმები, რომლებიც აღწერენ იმ ცხოველის ქცევას, რომელმაც იცის რა უნდა გააკეთოს. მოქმედება მიზანმიმართულია. ოპტიმალური ალგორითმი განაპირობებს აქტიურ დამახსოვრებას. ქაოტური პასიურს.

4.3. ინტაქტურ ცხოველთა განსჯითი ქცევა

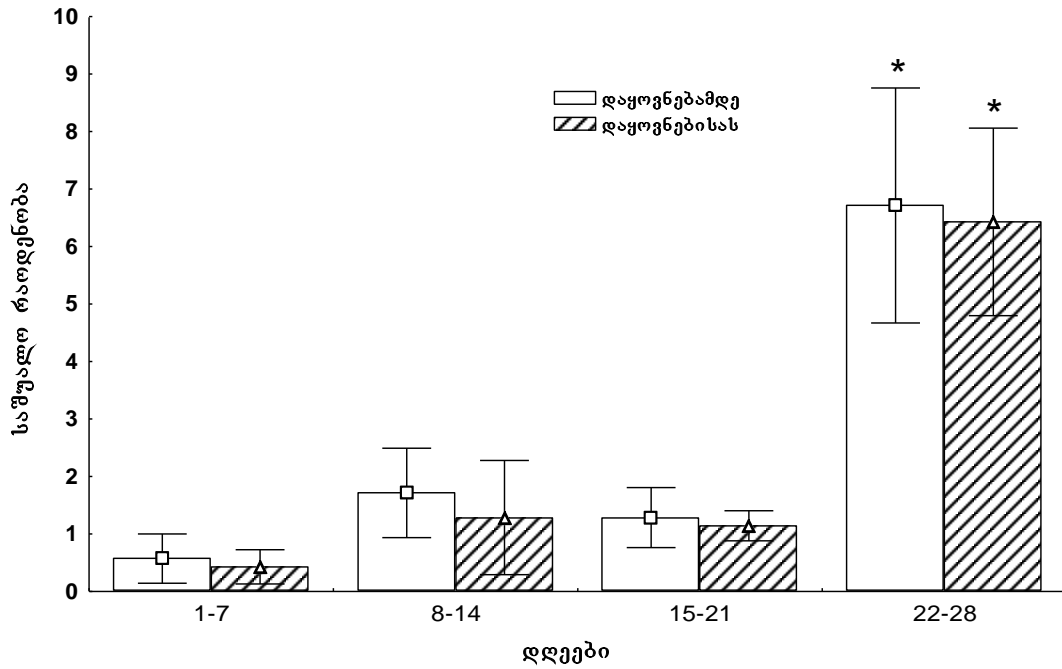
T-ს მაგვარ ლაბირინთში ჩვენს მიერ შესწავლილ თეთრ ვირთაგვათა პოპულაციაში აღიწერა 28 დღის განმავლობაში განხორციელებული განსჯითი ქცევის პროცენტულობის დინამიკა (სურ. 4.6). კანონზომიერების უკეთ წარმოდგენის მიზნით ექსპერიმენტი დაიყო 7-დღიან ინტერვალებად. სურათზე

გამოსახულია ცალკეულ შვიდეულში იმ დღეთა პროცენტულობა, როდესაც ადგილი ჰქონდა განსჯით ქცევას, რაც კარგად ასახავს პროცესის დინამიკას.

სურათზე ნათლად ჩანს დღეების მიხედვით განსჯითი ქცევების პროცენტულობის ზრდა. სტატისტიკურად სარწმუნო განსხვავების ($F(3,24)=4.21, p=0.016$) გამოვლენის შემდეგ დამატებით ჩატარებულმა Scheffe-ს ტესტმა დააკონკრეტა ერთმანეთისაგან განსხვავებული დღეები. კერძოდ, აჩვენა რომ 1-7 და 22-28-ე დღეები სტატისტიკურად განსხვავებულია განსჯითი ქცევების გამოვლენის თვალსაზრისით. აღიწერა განსჯითი ქცევების დინამიკა დაყოვნებამდე და დაყოვნების შემდეგ (სურ. 4.7). ნათელი ხდება, რომ ექსპერიმენტის დასასრულისაკენ განსჯითი ქცევები ყოველდღიურად ვლინდება (* $p<0.05$).



სურ. 4.6 ლაბორინტში გამოვლენილი განსჯითი ქცევების პროცენტულობის დინამიკა დღეების მიხედვით (mean±SEM)

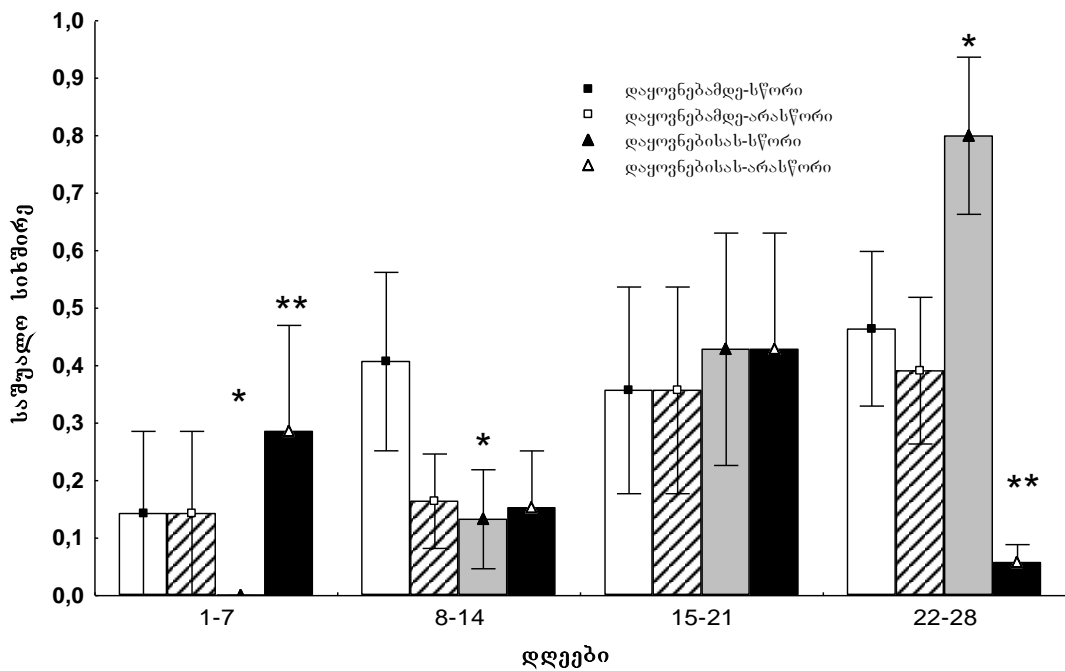


სურ. 4.7 განსჯითი ქცევების დინამიკა დაყოვნებამდე და დაყოვნების შემდეგ (mean±SEM)

წარმოდგენილი ჰისტოგრამა (სურ. 4.7) მიუთითებს, რომ განსჯითი ქცევების პროცენტულობა და განსჯითი ქცევების რაოდენობა როგორც დაყოვნებამდე, ისე დაყოვნების შემდეგ გაცილებით მეტია ექსპერიმენტის ბოლო ეტაპზე. სტატისტიკურმა ანალიზმა დაადასტურა დაყოვნებამდე ($F(3,24)=5,99, p<0,003$) და დაყოვნების შემდეგ ($F(3,24)=8,034, p=0,001$) განხორციელებული განსჯითი ქცევების რაოდენობის ზრდის სარწმუნოება. ამასთან Scheffe-ს ტესტმა გამოავლინა სტატისტიკურად სარწმუნო განსხვავება 22-28-ე და 1-7-ე, 8-14-ე და 15-21-ე დღეებში განხორციელებულ განსჯით ქცევათა რაოდენობას შორის (შესაბამისად $p=0,009, p=0,042$ და $p=0,024$) როგორც დაყოვნებამდე, ისე დაყოვნებისას. განსჯითი ქცევების რაოდენობის ზრდა დაკავშირებულია ცხოველთა ლატენტურ დასწავლასთან. ამ მოსაზრების გამოთქმის საშუალებას გვაძლევს დაყოვნებამდე და დაყოვნების შემდეგ განხორციელებულ სწორ სვლათა სიხშირის დინამიკის ანალიზი (სურ. 4.8).

როგორც სურათიდან ჩანს, ექსპერიმენტის მსვლელობისას განსჯითი ქცევის თანამდევნი სწორი და არასწორი პასუხების სიხშირე იცვლება. სტატისტიკურად სარწმუნო განსხვავება მხოლოდ დაყოვნებისას განხორციელებულ სწორ სვლათა სიხშირის დინამიკაში დაიკვირვება ($F(3,24)=7,531, p=0,001$). Scheffe-ს ტესტით ეს განსხვავება 1-7-ე - 22-28-ე და 8-14-ე - 22-28-ე დღეების შედარებისას ხდება სარწმუნო (შესაბამისად $p=0,02, p=0,013$). სტატისტიკურად სარწმუნო განსხვავება მხოლოდ დაყოვნების დროს განხორციელებულ სწორ სვლათა სიხშირეებშია. ამასთან ექსპერიმენტის 22-28-ე დღეებში შესრულებული სწორი სვლების სიხშირე სარწმუნოდ განსხვავდება 1-7-ე და 8-14-ე დღეებში (ანუ ექსპერიმენტის საწყის და მომდევნო დღეებში) შესრულებული სწორი სვლების სიხშირისაგან (* $p<0,05$). ამასთან 1-7-ე დღეებში არასწორი სვლების სიხშირე დაყოვნებისას ჭარბობს სწორი სვლების სიხშირეს, მაშინ როცა 22-28-ე დღეებში სწორი სვლების სიხშირე დაყოვნებისას სარწმუნოდ პრევალირებს არასწორ სვლათა სიხშირეზე (** $p<0,05$ სწორ და არასწორ სვლათა სიხშირეების შედარებისას).

დაყოვნებულ რეაქციათა მოდიფიცირებული მეთოდი საშუალებას იძლევა საკვების მოპოვების პროცესი შეფასდეს ოპტიმალური და ქაოტური ალგორითმების აღწერის გზით. ექსპერიმენტის პირველ დღეებში ცხოველებს არა აქვთ გამომუშავებული საკვებმოპოვებითი ქცევის ოპტიმალური ალგორითმი, შესაბამისად მათი განსჯითი ქცევა დაბალია. დაბალია აგრეთვე განსჯითი ქცევის შემდეგ განხორციელებულ სწორ სვლათა სიხშირე. ექსპერიმენტის მეორე ნახევარში ადაპტაციის შედეგად ცხოველები გამოიმუშავენ საკვების მოპოვების ოპტიმალურ ალგორითმს, რის გამოც იზრდება განსჯითი ქცევის რაოდენობა. ოპტიმალურია ქცევის ის ალგორითმი, რომლის მეშვეობითაც ცხოველი მინიმალური შეცდომის გზით პოულობს საკვების ადგილმდებარეობას, ხოლო ქაოტური კი – როდესაც ექსპერიმენტატორი ხშირად ერევა ცდის მსვლელობაში. ექსპერიმენტის განმავლობაში ცხოველი იწყებს იმის განსჯას, თუ რომელი მიმართულება უნდა აირჩიოს ლაბირინთის გასაყართან, წავიდეს მარცხნივ თუ მარჯვნივ, იმ მიმართულებით, სადაც წინა სინჯში მიიღო დროით-სივრცული პროგრამით გათვალისწინებული საკვები. აღსანიშნავია ის გარემოება, რომ ცხოველს განსჯითი ქცევა წარმოექმნება მას შემდეგ, როდესაც გარკვეული დროით ჩამოუყალიბდება ლატენცური დასწავლა. ექსპერიმენტის პირველ დღეებში განსჯითი ქცევა ან არ ვლინდება ან ვლინდება დაბალი სიხშირით. ექსპერიმენტის მეორე ნახევარში განსჯითი ქცევის რაოდენობა საგრძნობლად იზრდება.



სურ. 4.8 ლაბირინთში განსჯითი ქცევის შემდეგ შესრულებულ სწორ და არასწორ სვლათა სიხშირეები (სწორ და არასწორ სვლათა რაოდენობის ფარდობა განსჯითი ქცევის სართო რაოდენობასთან)

სწორ სვლათა სიხშირის ზრდა ვირტუალური სინჯ-შეცდომის საფუძველზე უნდა ხდებოდეს. ცხოველებმა უნდა გაიხსენონ საკვების მდებარეობა, შესაბამისად, გადაწყვეტილების მიღებამდე ისინი იწყებენ განსჯას, რაც ნათლად ჩანს სურათზე. აღსანიშნავია ის გარემოება, რომ T-ს მაგვარ ლაბირინთში განსჯით ქცევა

ხორციელდება ყოველთვის ერთი და იმავე ადგილას, მხოლოდ ლაბორინთის გასაყართან სწორედ იმ ადგილას, სადაც ცხოველმა უნდა მიიღოს გადაწყვეტილება რომელი მიმართულებით წავიდეს. განსჯითი ქცევა არ რეგისტრირდება ლაბორინთის სასტარტო განყოფილებაში, რომელშიც ცხოველი გაცილებით დიდ დროს ატარებს. განსჯითი ქცევა არ არის დაფიქსირებული არც საკვებურებთან და არც იმ შემთხვევაში, როდესაც ცხოველი თვითონ სცილდება საკვებურს ან ექსპერიმენტატორი აბრუნებს სასტარტო განყოფილებაში.

ვირთაგვათა განსჯითი ქცევა გარეგანი ფორმით ჰგავს საორიენტაციო რეფლექსს. განსჯითი ქცევა არ შეიძლება ჩაითვალოს საორიენტაციო რეფლექსად ვინაიდან ჩვენს შემთხვევაში არ მოქმედებს არავითარი ახალი მოულოდნელი გამღიზიანებელი. საორიენტაციო ქცევისთვის კი სავალდებულოა გამღიზიანებლის მოქმედება. თეთრ ვირთაგვათა განსჯითი ქცევები T-ს მაგვარ ლაბორინთში წარმართულია ფსიქონერვული პროცესებით, ხატის წარმოქმნით. ფსიქონერვული პროცესით წარმართული ქცევა შესწავლილი აქვს ი. ბერიტაშვილს. მასვე (Бериташвили, 1981) აგრეთვე გამოთქმული აქვს თავისი შეხედულება განსჯით ქცევებზე. როდესაც ცხოველს გაავტომატებული აქვთ საკვებმოპოვებითი ქცევა და მიემართება საკვების მოსაპოვებლად, თუ იმოქმედებს რაღაც გამღიზიანებელი, იგი ჩერდება და იწყებს განსჯას. ჩვენს შემთხვევაში განსჯის საბაბი მოკლევადიანი მესხიერების გავლენით სინჯი-შეცდომის პრინციპით განხორციელებული დასწავლისას ხდება.

მუდმივად ცვლად გარემოში, სადაც მოვლენათა უმრავლესობა ალბათურ კანონებს ემორჩილება და საჭიროა მათი ანალიზი და განსჯა, უპირატესობას მოიპოვებენ ის ინდივიდები, რომელთაც აქვთ უნარი ასეთი ანალიზის საფუძველზე მიიღონ სწორი გადაწყვეტილებები, რაც ადაპტაციის საფუძველია.

დაყოვნებულ რეაქციათა მოდიფიცირებული მეთოდი საშუალებას იძლევა საკვების მოპოვების პროცესი შეფასდეს ოპტიმალური და ქაოტური ალგორითმების აღწერის გზით. ექსპერიმენტის პირველ დღეებში ცხოველებს არა აქვთ გამოიმუშავებული საკვებმოპოვებითი ქცევის ოპტიმალური ალგორითმი, შესაბამისად მათი განსჯითი ქცევა დაბალია. დაბალია აგრეთვე განსჯითი ქცევის შემდეგ განხორციელებულ სწორ სვლათა სიხშირე. ექსპერიმენტის მეორე ნახევარში ადაპტაციის შედეგად ცხოველები გამოიმუშავენ საკვების მოპოვების ოპტიმალურ ალგორითმს, რის გამოც იზრდება განსჯითი ქცევის რაოდენობა. ოპტიმალურია ქცევის ის ალგორითმი, რომლის მეშვეობითაც ცხოველი მინიმალური შეცდომის გზით პოულობს საკვების ადგილმდებარეობას, ხოლო ქაოტური კი – როდესაც ექსპერიმენტატორი ხშირად ერევა ცდის მსვლელობაში. ექსპერიმენტის განმავლობაში ცხოველი იწყებს იმის განსჯას, თუ რომელი მიმართულება უნდა აირჩიოს ლაბორინთის გასაყართან, წავიდეს მარცხნივ თუ მარჯვნივ, იმ მიმართულებით, სადაც წინა სინჯში მიიღო დროით-სივრცული პროგრამით გათვალისწინებული საკვები. აღსანიშნავია ის გარემოება, რომ ცხოველს განსჯითი ქცევა წარმოექმნება მას შემდეგ, როდესაც გარკვეული დონით ჩამოუყალიბდება ლატენტური დასწავლა. ექსპერიმენტის პირველ დღეებში განსჯითი ქცევა ან არ ვლინდება ან ვლინდება დაბალი სიხშირით. ექსპერიმენტის მეორე ნახევარში განსჯითი ქცევის რაოდენობა საგრძნობლად იზრდება.

4.4. ახალქერქ და ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველთა განსჯითი ქცევები

ჩვენს მიერ დეტალურად იქნა გაანალიზებული ინტაქტურ ვირთაგვათა განსჯითი ქცევა და მას შემდეგ განხორციელებულ სწორ სვლათა სიხშირე.

საინტერესოა თუ როგორ ასრულებენ განსჯით ქცევებს ოპერირებული ცხოველები. ახალქერქდაზიანებული ცხოველების ქცევა არ განსხვავდება ინტაქტურ ცხოველთა ქცევისაგან. სურათი ერთგვაროვანია. დორსალურ ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებს განსჯითი ქცევა ეწყებათ გვიან. პირველი შვიდი დღის განმავლობაში განსჯითი ქცევა ძალიან დაბალია. მომდევნო დღეებში იმატებს, მაგრამ ჩამორჩება ინტაქტურებს (ცხრილი 4.6). განსჯითი ქცევის შემდეგ სწორ სვლათა სიხშირეც დაბალია ინტაქტურებთან შედარებით (ცხრილი 4.7). ასეთი სურათი იმის დამამტკიცებელია, რომ ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებს უჭირთ ინფორმაციის გადამუშავება, ვერ ახერხებენ საკვების მდებარეობის დამახსოვრებას. ალბათ დასაშვებია მოსაზრებაც, ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებს არ შეუძლიათ კონცენტრირება (ფიქრი) იმაზე, თუ რა მიმართულება აირჩიონ საკვების მისაღებად. რაც იმით დასტურდება, რომ ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში განსჯითი ქცევა ვლინდება უფრო დაბალი სიხშირით ვიდრე ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებულ ცხოველებში.

ცხრილი 4.6

განსჯითი ქცევების გასაშუალოებული რაოდენობა 22-28 დღეებში

ცხოველები	დაყოვნებამდე	დაყოვნების შემდეგ
ინტაქტური	6.6	6.4
ახალქერქდაზიანებული	5.4	7.3
ჰიპოკამპდაზიანებული	3.6	4.1

ცხრილი 4.7

განსჯითი ქცევების შემდეგ შესრულებულ სწორ სვლათა სიხშირეები 22-28 დღეებში

ცხოველები	დაყოვნებამდე	დაყოვნების შემდეგ
ინტაქტური	0.72	0.81
ახალქერქდაზიანებული	0.65	0.75
ჰიპოკამპდაზიანებული	0.54	0.61

თავი 5 დორსალური ჰიპოკამპის კოაგულაციის გავლენა ვირთაგვათა ფიქსირებული განწყობის ფორმირებაზე

დ. უზნაძის (Узнадзе, 1958) მიხედვით გამდიზიანებელსა და საპასუხო რეაქციას შორის არ არსებობს პირდაპირი კავშირი, მათ შორის დგას განწყობა. ნერვულ სისტემაში მიმდინარე აფერენტულ და ეფერენტულ იმპულსაციათა დინამიკა დამოკიდებულია განწყობის ხასიათზე. დ. უზნაძემ შექმნა ფსიქოლოგიური კვლევის ახალი მიმართულება – განწყობის ფსიქოლოგია. ამ მიმართულების მიხედვით ვერც ერთი ცნობიერი ფსიქიკური მოვლენა ვერ გამოვლინდება განწყობის გარეშე. დ. უზნაძის მიხედვით განწყობა გააჩნიათ ცხოველებსაც, იგი ყოველ ცალკეულ შემთხვევაში განსაზღვრავს ქცევის მიზანსწრაფულობას და მოწესრიგებულობას.

5.1. ფიქსირებული განწყობის გამომუშავების მეთოდика

ცდები ტარდებოდა სპეციალურ კაბინაში (სურ. 5.1). კაბინას აქვს სასტარტო განყოფილება, რომელიც დახურულია გამჭვირვალე კარით, მისგან 30სმ-ში მოთავსებულია ორი კარი, რომლებიც ნათდება სხვადასხვა ძაბვის დენით. ერთი კარი ნათდება ნვ-ით, მეორე – 12ვ-ით. სამართავი პულტიდან შეიძლება კარების განათების ინტენსივობის ცვლა. ცდის პირველ ეტაპზე ცხოველს უმუშავდებოდა საკვებმოპოვებითი ქცევა ძლიერად განათებულ კარში გასვლაზე. თუ ცხოველი სასტარტო კაბინიდან გამოსვლის შემდეგ მივიდოდა დაბალი ინტენსივობის განათებულ კართან, მას არ ვაძლევდით საკვებიან განყოფილებაში გასვლის საშუალებას, ხოლო თუ ცხოველი აირჩევდა დიდი ინტენსივობის განათებულ კარს, მას ვაძლევდით გასვლისა და საკვების მიღების საშუალებას.

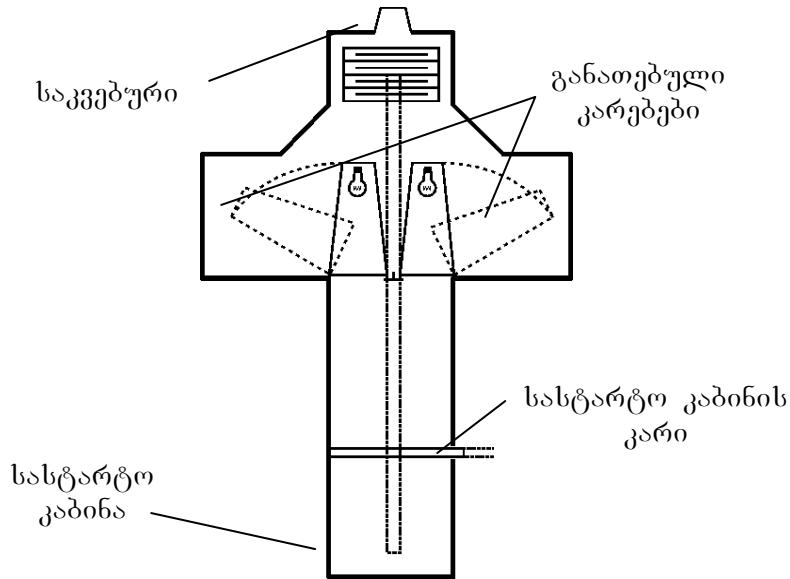
მონტე-კარლოს მეთოდით შექმნილი იყო დროით-სივრცითი პროგრამა, რომელიც საშუალებას იძლეოდა ცდები ჩატარებულიყო ერთი და იგივე პირობებში, გაკეთებულიყო ცხოველთა ქცევის სტატისტიკური ანალიზი და მინიმუმამდე დაყვანილიყო ექსპერიმენტატორის ჩარევა ცდებში.

ფიქსირებული განწყობის გამომუშავებაზე გადასვლამდე ცხოველებს ვუმუშავებდით საკვებმოპოვებით ქცევას. ამავე დროს ექსპერიმენტში მონაწილე ყველა ცხოველისათვის ვადგენდით მოძრაობითი ასიმეტრიულობის უპირატესობას, რა სიხშირითაა გამოხატული მემარცხენეობა, მემარჯვენეობა და მხარის მიმართ ნეიტრალურობა. საკვებმოპოვებითი ქცევის გამომუშავება ხდებოდა იმავე კაბინაში (სურ. 5.1), რომელშიაც ვაკვირდებოდით ცხოველთა ფიქსირებული განწყობის გამომუშავებას.

ექსპერიმენტი ჩატარდა სამი პოპულაციის ვირთაგვებზე. პირველში გაერთიანებული იყვნენ ინტაქტური ცხოველები, მეორეში ახალქერქდაზიანებულები და მესამე ჯგუფში – დორსალურ ჰიპოკამპდაზიანებულები. ამ ექსპერიმენტის გასაშუალოებული შედეგები თავმოყრილია ცხრილში (ცხრილი 5.3).

ცდის შედეგები შეგვეკონდა ოქმში (ცხრილი 5.1. 5.2). როდესაც ცხოველებს გამოუმუშავდებოდათ საკვებმოპოვებითი ქცევა ერთის ტოლი სიხშირით და 3-4 წმ ლატენტიური პერიოდით, ვიწყებდით კვლევის მეორე ეტაპს. ვირთაგვებს ვუმუშავებდით ფიქსირებულ განწყობას ორივე კარის მიმართ. ფიქსირებული განწყობის შემდეგ, საკონტროლო სინჯში ცხოველებს ვუნთებდით კარებს ერთნაირი ინტენსივობით (9). თუ ცხოველი გადიოდა იმავე კარში, რომელშიც შეექმნა განწყობა, რეაქციას ვუწოდებდით ასიმილირებულს, ხოლო საწინააღმდეგო

კარში – კონტრასტულს. ცხოველებს რამოდენიმეჯერ (1, 3, 5, 10, 15, 20-ჯერ) ვუშვებდით ერთი მიმართულებით. ვუმუშავებდით სხვადასხვა სიძლიერის ფიქსირებულ განწყობას ორივე კარში ცალ-ცალკე.



სურათი 5.1. ფიქსირებული განწყობის გამომუშავების საექსპერიმენტო კაბინა

ცხრილი 5.1

ცდის ოქმი

საკეებმოპოვებითი ქცევის გამომუშავება

□ – მოკლე გრუმიზი; ■ – გრძელი გრუმიზი

ექსპერიმენტის ჩატარების დროით-სივრცული პროგრამა				ცხოველთა ქცევები		
სინჯთა თანამიმდევრობა	დაწყების დასრულების დრო	სინჯთა შორის ინტერვალი წუთებში	მასივური ბირებელი კარები	გამოსვლის ხასიათი	სწორი სვლა	უკან დაბრუნება
1	2	3	4	5	6	7
0	11.00	2	2	1	1	0
1		5 ■	2	1	1	0
2		2	1	0	1	0
3		3	1	1	1	0
4		4	1	1	1	0
5		3	2	1	1	1
6		2 □	2	1	1	0
7		1	1	1	1	0
8		5	2	1	1	0
9		3	1	1	1	0
10	11.43	3	2	1	1	0

ცხრილი 5.2

ცდის ოქმი
ფიქსირებული განწყობის გამომუშავება
□ – მოკლე გრუმინგი; ■ – გრძელი გრუმინგი

ექსპერიმენტის ჩატარების დროით-სივრცული პროგრამა				ცხოველთა ქცევები			ასიმეტირებული (ა) თუ კონტრასტული (კ)
სინჯთა თანამიმდევრობა	დაწყების და დამთავრების დრო	სინჯთა შორის ინტერვალი წუთებში	მასივგადაღობის კარები	გამოსვლის ხასიათი	სწორი სეკლა	უკან დაბრუნება	
1	2	3	4	5	6	7	8
0	12.05	2	1	1	1	0	
1		5	2	0	1	0	
2		2	1	1	1	1	
3		3■	1	1	1	0	
4		4	1	1	1	0	
5		3	თანაბარი	1	1	0	ა
6		2	2	1	1	0	
7		1	2	1	1	0	
8		5 □	2	1	1	0	
9		3	2	1	1	0	
10		2	2	1	1	0	
11	12.51	3	თანაბარი	1	1	0	კ

5.2. ექსპერიმენტის შედეგები

ფიქსირებული განწყობის გამომუშავებაზე გადასვლამდე, ცხოველებში საკვებმოპოვებითი ქცევების გამომუშავებისას თითოეულისათვის ვადგენდით მოძრაობით ასიმეტრიულობას. ექსპერიმენტი ჩატარდა ცხოველების სამ ჯგუფზე: ინტაქტურებზე, ახალქერქდაზიანებულებზე და დორსალურ ჰიპოკამპდაზიანებულებზე. სტრუქტურები ბილატერალურად ზიანდებოდა (ცხრილი 5.3). მათ შორის განსხვავება ნაჩვენებია ცხრილში (ცხრილი 5.4).

ტვინის ანატომიურმა და ფუნქციონალურმა ასიმეტრიამ, რომელიც ვირთაგვებში ვლინდება მარჯვენა და მარცხენა მხარისათვის უპირატესობის მინიჭებაში, ერთნაირ პირობებში შეიძლება მნიშვნელოვანი გავლენა იქონიოს ქცევითი არჩევანის ორი ალტერნატიული ვარიანტისას.

ცხრილი 5.3
საკვებმოპოვებითი ქცევის გამომუშავების სიხშირე

ცხოველთა ჯგუფები		ექსპერიმენტის დღეები									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ინტაქტური	ნეიტრალური	0.2	0.3	0.5	0.5	0.6	1	1	1	1	1
	ტენდენციური	0.2	0.3	0.6	0.5	0.6	0.9	1	1	1	1
ჰიპოკამპდაზიანებული	ნეიტრალური	0.1	0.2	0.4	0.4	0.6	0.8	0.7	1	1	1
	ტენდენციური	0.1	0.2	0.4	0.4	0.5	0.7	0.8	1	1	1
ასალქერქდაზიანებული	ნეიტრალური	0.2	0.4	0.5	0.6	0.8	0.9	1	1	1	1
	ტენდენციური	0.2	0.3	0.5	0.5	0.7	0.9	1	1	1	1

ცხრილი 5.4
სხვაობა საკვებმოპოვებითი ქცევის გამომუშავებაში ოპერირებულ და ინტაქტურ ცხოველებს შორის სტიუდენტის t-კრიტერიუმით

+ განსხვავება არ არსებობს, - განსხვავება სარწმუნოა

ცდის დღეები	სხვაობა ასალქერქდაზიანებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევებს შორის		სხვაობა ჰიპოკამპდაზიანებული და ინტაქტური ცხოველების ქცევებს შორის	
	მხარის მიმართ ნეიტრალური	მხარის მიმართ ტენდენციური	მხარის მიმართ ნეიტრალური	მხარის მიმართ ტენდენციური
1	+	+	-	-
2	-	+	-	-
3	+	-	-	-
4	+	+	-	+
5	+	-	+	-
6	+	+	+	-
7	+	+	-	-
8	+	+	+	+
9	+	+	+	+
10	+	+	+	+

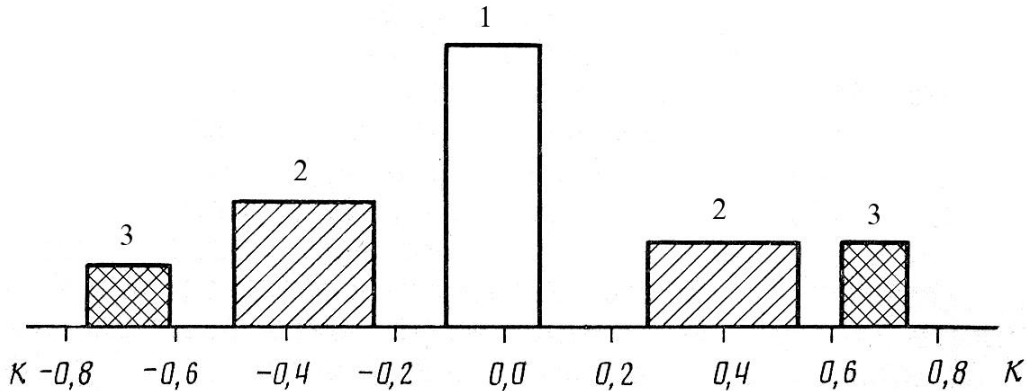
ცდებისას ვარეგისტრირებდით ცხოველის მიერ მარჯვენა ან მარცხენა მიმართულების არჩევის სიხშირეს - N_1 და N_2 და ამ მიმართულებების სწორი არჩევის სიხშირეებს, რომლებიც თანხვედრიან გამლიზიანებულს - n_1 და n_2 . ამ მონაცემებიდან შეიძლება ერთი ან მეორე მიმართულების შეცდომით სიხშირის, m_1 და m_2 , დადგენა. მოძრაობითი ასიმეტრიის არარსებობის დროს შეცდომით შერჩევის სიხშირეები შეიძლება განსხვავდებოდეს მხოლოდ ქცევის ალბათური ხასიათის მიზეზით და ამ განსხვავების შემთხვევითობა შეიძლება შეფასებულ იქნას სტატისტიკური მეთოდების საშუალებით.

თითოეული ვირთაგვასათვის იანგარიშებოდა K , უპირატესობის მინიჭების კოეფიციენტი, რომლის ნიშანი და სიდიდე შეესაბამება მოძრაობის მიმართულებას და ამ უპირატესობის ხარისხს:

$$K = \frac{m_1 - m_2}{m_1 + m_2},$$

სადაც $m_1 = N_1 - n_1$, $m_2 = N_2 - n_2$ შეცდომით შერჩევის სისშირე ერთი ან მეორე ალტერნატიული მიმართულებისათვის. მნიშვნელი შემოტანილია უპირატესობის მინიჭების კოეფიციენტის ნორმირებისათვის $-1 \leq K \leq 1$.

ცხოველები, როგორც ინტაქტურები, ასევე ოპერირებულები მხარის ასიმეტრიულობის მიხედვით დაიყო სამ ჯგუფად: მემარცხენეებად, მემარჯვენეებად და ნეიტრალურებად (სურ. 5.2) მემარცხენე და მემარჯვენე ცხოველები გავაერთიანეთ ერთ ტენდენციურ ჯგუფად და ისე გავასაშუალოეთ.



სურ.5.2 ცხოველთა დაყოფა ჯგუფებად მოძრაობის ასიმეტრიულობის მიმართულებისა და ხარისხის მიხედვით. აბსცისაზე გადახომილია ასიმეტრიულობის კოეფიციენტის მნიშვნელობები. (-) მემარცხენეობის მაჩვენებელია (+) მემარჯვენეობის. 00 – ნეიტრალობის.

ექსპერიმენტული შედეგების სტატისტიკური დამუშავების შემდეგ სურათზე (სურ. 5.3) წარმოდგენილია ასიმილირებულ რეაქციათა დინამიკა. გრაფიკის ანალიზი ნათლად მეტყველებს, რომ სამივე ჯგუფის ცხოველებში ასიმილირებულ რეაქციათა განხორციელების სისშირეები იზრდება. მათ ზრდაში გამოიკვეთა გარკვეული კანონზომიერება. ასიმილირებულ რეაქციათა სისშირეების მატება კორელირებს მოსამზადებელ სინჯთა რაოდენობის გაზრდასთან. როდესაც მოსამზადებელ სინჯთა რაოდენობა იყო 1, 3 და 5, ასიმილირებულ რეაქციათა სისშირეები უდრიდა 0.5-ს. ეს კი იმაზე მეტყველებს, რომ კონტრასტული და ასიმილირებულ რეაქციები ხორციელდება თანაბრად. როდესაც ცხოველთა განწყობა აქტუალიზდება – ეს კი ხდება თუ მოსამზადებელი სინჯები ათზე მეტია, ე.ი. განწყობა კარგად არის ფორმირებული, ასიმილირებულ რეაქციათა განხორციელება 0.5-ზე მეტია. მოსამზადებელ სინჯთა რაოდენობის მატებისას შესაბამისად იზრდება ასიმილირებულ რეაქციათა განხორციელების ალბათობები (სურ. 5.3)

ცხრილი 5.5

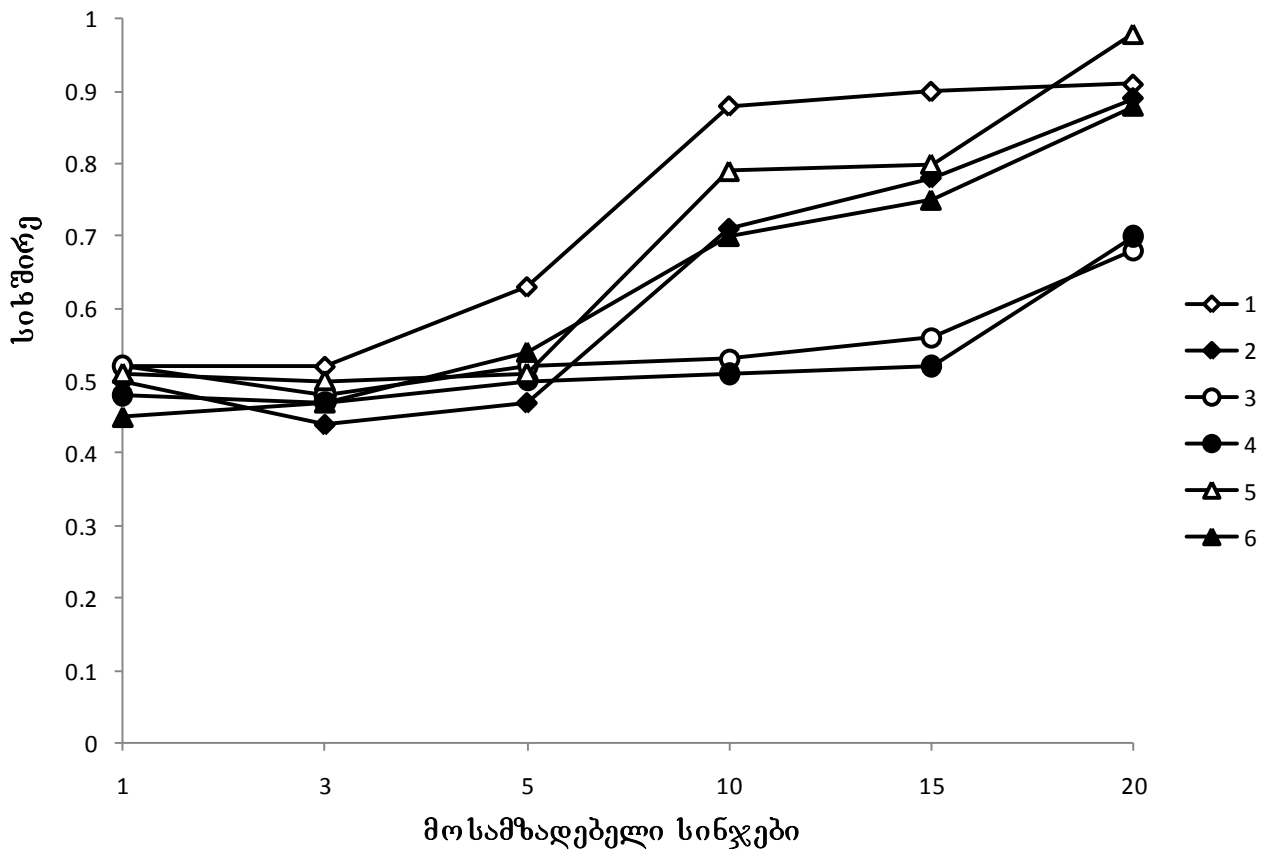
საკვებმოპოვებითი ქცევის განხორციელების სიხშირე იმ გამდიზიანებელზე, რომელიც მოქმედებს საწინააღმდეგო კარიდან, სადაც მუშავდებოდა ფიქსირებული განწყობა

ცხოველთა ჯგუფები		მოსამზადებელ სინჯთა რაოდენობა					
		1	3	5	10	15	20
ინტაქტურები	მხარის მიმართ ნეიტრალური	1	1	1	1	1	1
	მხარის მიმართ ტენდენციური	1	1	1	1	1	1
ჰიპოკამპდაზიანებულები	მხარის მიმართ ნეიტრალური	1	1	1	1	1	1
	მხარის მიმართ ტენდენციური	1	1	1	1	1	1
ახალქერქდაზიანებულები	მხარის მიმართ ნეიტრალური	1	1	1	1	1	1
	მხარის მიმართ ტენდენციური	1	1	1	1	1	1

აღსანიშნავია ის გარემოება, რომ იმ ცხოველების ასიმილირებულ რეაქციათა სიხშირეები, რომლებსაც დაზიანებული ჰქონდათ დორსალური ჰიპოკამპი, ჭარბობს კონტრასტულს, მაგრამ ჩამორჩება ინტაქტური და ახალქერქდაზიანებული ცხოველებისას. ცხადი ხდება ჰიპოკამპის მონაწილეობა ვირთაგვათა ფიქსირებული განწყობის ფორმირებაში. ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებს უჭირთ ფიქსირებული განწყობის ჩამოყალიბება. გაურკვეველია, თუ რა ნეირობიოლოგიური პროცესები უდევს საფუძვლად ჰიპოკამპის მონაწილეობას განწყობის ფორმირებაში. ეს საკითხი იმის ანალოგიურია, რომ დავიწყეთ თავის ტვინში იმ ცენტრების ძებნა, რომლებიც არეგულირებენ ალტრუისტულ ქცევებს ან განაპირობებენ ნებისყოფასა და სურვილს.

ფიქსირებული განწყობის შემთხვევაში, თუ განწყობა გამომუშავებულია მაღალი ხარისხით, მხარის მიმართ გამოხატული ასიმეტრიულობა აღარ მოქმედებს. რეაქციები ასიმილირებულია. მხარის მიმართ გენოტიპურად გამოხატული ტენდენციურობა ფიქსირებული განწყობის გავლენით ექსპერიმენტში აღარ ვლინდება (სურ. 5.3).

განწყობა რომ ნამდვილად მოქმედებს სამივე ჯგუფის ცხოველებზე, ამაზე მეტყველებს ცდების სერია, რომელიც სპეციალურად ჩატარდა კონტროლის მიზნით. იმავე დონით გამომუშავებული ფიქსირებული განწყობისას ცხოველებს თანაბარი განათების მაგივრად ეძლეოდათ მასივნაღიზიებელი პირობითი გამდიზიანებელი. ცხოველი აკეთებდა სწორ რეაქციას, ე.ი. მას გააჩნდა პირობით-რეფლექსური მენსიერება (ცხრილი 5.5). ეს კი ამტკიცებს, რომ ჩვენს მიერ აღწერილ ცდებში მოქმედებს განწყობით გამოწვეული ქცევა.



სურ. 5.3. ასიმულირებულ რეაქციათა დინამიკა. 1 აღნიშნულია მხარის მიმართ ნეიტრალური ინტაქტური ცხოველები, 2 – მხარის მიმართ ტენდენციური ინტაქტური ცხოველები, 3 - მხარის მიმართ ნეიტრალური ჰიპოკამპდაზიანებული ცხოველები, 4 - მხარის მიმართ ტენდენციური ჰიპოკამპდაზიანებული ცხოველები, 5 - მხარის მიმართ ნეიტრალური ახალქერქდაზიანებული ცხოველები, 6 - მიმართ ტენდენციური ახალქერქდაზიანებული ცხოველები.

თავი 6 ცხოველთა ტესტირება ღია ველში

ღია ველში ტესტირება საშუალებას იძლევა ობიექტურად შეფასდეს ცხოველთა ქცევა. თავისუფალი ქცევის პირობებში შესაძლებელია დადგინდეს ორი ურთიერთსაწინააღმდეგო მოტივაციის ცნობისმოყვარეობის და შიშის უპირატესობა, პირველი მოტივაცია რეალიზდება საორიენტაციო-კვლევითი სახით, რომელიც მოტორული აქტივობით გამოიხატება, მეორე კი პასიური თავდაცვითი ქცევის სახით, რომელსაც ზოგჯერ თან ახლავს ურინაცია და დეფეკაცია. ორივე მოტივაციისათვის დამახასიათებელი ქცევითი პარამეტრები შესაძლებელია რაოდენობრივად აღიწეროს. ამიტომ ღია ველის ტესტი მძლავრი იარაღი აღმოჩნდა ვირთაგვათა მოტივაციის დასადგენად.

ცხოველები ემოციურ-მოტივაციური მდგომარეობის დადგენის მიზნით იცდებოდნენ 5 წთ-ის განმავლობაში 95 სმ დიამეტრის მრგვალ ღია ველში. მასში ცხოველები ყოველთვის ცენტრში თავსდებოდნენ. იატაკი სექტორებად იყო დაყოფილი (სურ. 6.1). ყოველი სინჯის შემდეგ იატაკი სუფთავდებოდა და ამის შემდეგ იწყებოდა მომდევნო ცხოველის ტესტირება.

ექსპერიმენტის მსვლელობისას აღირიცხებოდა ყველა შესაძლო ქცევითი პარამეტრი, რომლებიც რეგისტრირდებოდა სტანდარტულ ოქმებში. მათ საფუძველზე ვადგენდით ეთოგრამებს (ცხრ. 6.1), ისინი გვაძლევდნენ ცხოველების ინდივიდუალურ-ტიპოლოგიურ თავისებურებათა ობიექტური შეფასების საშუალებას.

როგორც ეთოგრამიდან ჩანს, ხდებოდა ქცევითი პარამეტრების დაყოფა შიშისა და ცნობისმოყვარეობის რეაქციებად. შიშის რეაქციებად ითვლება ცხოველის მიერ შესრულებული ქცევები ღია ველის კედელთან და მის მიმდებარე სექტორებში. ცნობისმოყვარეობისა კი ცენტრში შესრულებული ქცევები. შიშის რეაქციებია: გატრუნვა, დეფეკაცია, ურინაცია და კედელთან მიმდებარე სექტორთა კვეთა, ცნობისმოყვარეობის რეაქციებს მიეკუთვნება ცენტრალური სექტორების კვეთა, ვერტიკალურ პოზები, ცენტრისკენული მოძრაობები, ცენტრში ყოფნის რაოდენობა და ჰორიზონტალური აქტივობა, რომელიც განისაზღვრებოდა ოთხივე თათით გადაკვეთილ სექტორთა რაოდენობით.

ლიტერატურაში ცნობილია, რომ ვირთაგვებში გრუმინგები ხშირად ვლინდება ისეთ სიტუაციაში, რომელიც ბეწვის წმენდასთან არ არის დაკავშირებული. იგი შეიძლება განხორციელდეს ახალი გამდიზიანებლის ზემოქმედებისას ან რეაქციის განხორციელებაზე უარის დროს. შეიძლება სტრესის მოლოდინში, ამიტომ ჩვენს მიერ გრუმინგები ფიქსირდებოდა ღია ველის როგორც შიშის, ასევე ცნობისმოყვარეობის არეში. ღია ველის A არე ითვლება შიშის არედ, B და C არეები ცნობისმოყვარეობის არეებად, იქ გრუმინგები ფიქსირდებოდა ჯამურად. ვინაიდან არ არსებობს გრუმინგების ბუნების შესახებ ერთი ჩამოყალიბებული შეხედულება, ამიტომ გადავწყვიტეთ მისი დაფიქსირება ორივე მდგომარეობის პირობებში. ლიტერატურაში არსებობს ორი დიამეტრალურად საწინააღმდეგო შეხედულება. ერთის მიმდევრები იზიარებენ აზრს, რომ გრუმინგები წარმოიქმნება ცხოველთა დადებითი ემოციების პირობებში, მეორენი გრუმინგს უკავშირებენ შიშის ემოციურ მდგომარეობას.

ცხოველების მიერ განხორციელებული გრუმინგები ორ ნაწილად დაფიქსირდა მოკლე და გრძელად. მოკლეა გრუმინგები, რომლებიც 10 წამამდე გრძელდება, გრძელი კი 10 წამზე მეტი ხანგრძლივობისაა. გრუმინგების ასეთი დიფერენცირება

საშუალებას იძლევა ცალკე ვიმსჯელოთ თითოეულის აღმოცენების და მიმდინარეობის შესახებ. დაგვეხმარება მათი ფუნქციური დატვირთვის გააზრებაში.

ვინაიდან ცხოველები ყოველი დღის ტესტირებაში ამჟღავნებენ როგორც ცნობისმოყვარეობის, ასევე შიშის მოტივაციას, ორივე მდგომარეობისათვის რაოდენობრივი მაჩვენებელი ცალ-ცალკე წარმოვადგინეთ.

ცხრილებში (6.5, 6.6, 6.7, 6.8, 6.9, 6.10) თავმოყრილია ყოველი ექსპერიმენტის დაწყებამდე და ექსპერიმენტის დამთავრების შემდეგ შიშის და ცნობისმოყვარეობის რაოდენობრივი მაჩვენებელი რომელიც საშუალებას იძლევა დავადგინოთ რომელი მოტივაციური მდგომარეობა ჭარბობს ცხოველში – შიში თუ ცნობისმოყვარეობა. ექსპერიმენტული შედეგების საილუსტრაციოდ ორივე მოტივაციური მდგომარეობა შედარებულია ჰისტოგრამებით (სურ. 6.3, 6.4, 6.5, 6.6, 6.7, 6.8).

ამავე დროს ვაფიქსირებდით მოკლე და გრძელი გრუმინგების რაოდენობას, დინამიკა ნაჩვენებია ცხრილებში (ცხრილი 6.3, 6.4, 6.11, 6.12, 6.13, 6.14, 6.15, 6.16, 6.17).

თანამედროვე ეთოლოგები ცხოველთა ქცევაში ცალკეულ პოზებსა და მოტორულ აქტებს აღრიცხავენ, რომლებსაც განსაზღვრული ბიოლოგიური როლი აკისრიათ. მკვლევართა უმეტესობა ცხოველთა ინდივიდუალური ქცევის პარამეტრებს დროის ერთეულში სხვა პარამეტრისაგან დამოუკიდებლად აღრიცხავს და თითოეული მათგანის იზოლირებული ანალიზი არ იძლევა ქცევის არსის სრულყოფილად გააზრების საშუალებას. აღნიშნული სირთულის გამო ფართოდ ინერგება ღია ველში ცხოველთა ქცევის შეფასების ინტეგრალური მეთოდები, რომლებიც საშუალებას იძლევიან უფრო დეტალურად იქნას რეგისტრირებული ცალკეულ ინდივიდთა ქცევა და ზუსტად შეფასდეს ქცევათა სხვადასხვა ფორმების მნიშვნელობა და მოტივაციური სტრუქტურა. ეს ერთობ აუცილებელი პროცესია, რომელიც თავიდან აგვაცილებს ქცევის სხვადასხვა კომპონენტის სუბიექტურ შეფასებას, რაც ზოგჯერ მცდარ დასკვნებს განაპირობებს.

ამიტომ შევისწავლეთ მოკლე და გრძელი გრუმინგების ხასიათი ღია ველში სხვადასხვა ექსპერიმენტის ჩატარებამდე, ჩატარების დამთავრების შემდეგ და ექსპერიმენტის ხანგრძლიობის შუა პერიოდში. გრუმინგებზე დაკვირვება ხდებოდა აქტიური განრიდების გამომუშავების და გამომუშავებული ქცევის შენარჩუნების, დაყოვნებული რეაქციის ტესტირებისა და ფიქსირებული განწყობის გამომუშავების პირობებში. ინტაქტურ და ოპერირებულ ცხოველთა გრუმინგების რაოდენობა შეკრებილია ექვს სხვადასხვა ექსპერიმენტალურ პირობებში. აგრეთვე გაანალიზებულია ღია ველის შიშისა და ცნობისმოყვარეობის არეში განხორციელებული მოკლე და გრძელი გრუმინგების რაოდენობა. ტესტირება ღია ველში ხდებოდა სამი დღის განმავლობაში, ვინაიდან ხშირი ტესტირება არ არის რეკომენდირებული. ექსპერიმენტი არა ვალიდური ხდება, ცხოველებს უმუშავდებათ ადაპტაცია, ხდება ლატენტური დასწავლა. ცხოველებს უქრებათ ემოციურ-მოტივაციური მდგომარეობა.

ინტაქტური და ოპერირებული ცხოველები ექსპერიმენტის დაწყებამდე სამი დღის განმავლობაში გადიოდნენ ტესტირებას. შედეგები თავმოყრილია ცხრილში 6.2, 6.3. აგრეთვე ჰისტოგრამაზე (სურ. 6.2).

ცდების დაწყებამდე ცხოველთა სამ დღიანმა ტესტირებამ შემდეგი სურათები დაგვანახა. ინტაქტურ და ახალქერდაზიანებულ ცხოველებში ცნობისმოყვარეობა შიშს ჭარბობს (სურ. 6.2). ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში შიშის მოტივაცია ჭარბობს ცნობისმოყვარეობას. ღია ველის შიშის (A) სექტორში (ცხრილი 6.4) მოკლე და გრძელი გრუმინგების რაოდენობა გაცილებით მაღალია

ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებულ ცხოველებთან შედარებით. ღია ველის ცნობისმოყვარეობის სექტორში (B C) გრუმინგების რაოდენობა დიამეტრალურად იცვლება. ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში ორივე სახის, მოკლე და გრძელი, გრუმინგების რაოდენობა გაცილებით მაღალია ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებულ ცხოველებთან შედარებით. გრუმინგების რაოდენობის ასეთი დინამიკა შემდეგი დასკვნის გაკეთების საშუალებას იძლევა, გრუმინგები ხორციელდება როგორც შიშის, ასევე ცნობისმოყვარეობის სექტორში. აღსანიშნავია ის ფაქტი, რომ ორივე სახის გრუმინგი ჭარბობს ცნობისმოყვარეობის სექტორში. შეგვიძლია ვივარაუდოთ, რომ გრძელი გრუმინგები ცნობისმოყვარეობისათვის უფრო არის დამახასიათებელი ვიდრე შიშის მოტივაციისათვის.

აქტიური განრიდების გამომუშავების ფონზე ცდამდე და ცდის შემდეგ ღია ველში ვირთავათა ტესტირებამ შემდეგი კანონზომიერებანი გამოავლინა, ფიქსირებულ (სურ. 6.3) და ცვლად (სურ. 6.4) გარემოში ცდამდე ცნობისმოყვარეობა უფრო მაღალია ვიდრე ცდის შემდეგ. შიშის მოტივაციური მდგომარეობა ცდის შემდეგ უფრო იზრდება, ვიდრე ცდამდე იყო. ასეთი სურათია ინტაქტურ და ოპერირებულ ცხოველებში.

ანალოგიური სურათია ყველა ჯგუფის ცხოველებში განმტკიცებული აქტიური თავდაცვითი ქცევის შენარჩუნების დროს (სურ. 6.5, 6.6). გამონაკლისს წარმოადგენს მხოლოდ ცვლად გარემოში მიღებული შედეგი. ცნობისმოყვარეობის დონე ცდის შემდეგ თითქმის ტოლია ცდის შემდეგ შიშის დონისა, რაც სტატისტიკურად მტკიცდება. t-კრიტერიუმში განსხვავებას ვერ ავლენს, რის ახსნასაც ვერ ვახერხებთ. სავარაუდოა ვიფიქროთ, რომ ცხოველები ექსპერიმენტულ პირობებს კარგად არიან ადაპტირებულნი.

ინტაქტურ და ოპერირებულ ცხოველთა მიერ სხვადასხვა ექსპერიმენტულ პირობებში განხორციელებული მოკლე და გრძელი გრუმინგების რაოდენობის დინამიკა თავმოყრილია ცხრილებში (ცხრილი 6.17, 6.18).

ღია ველში ცხოველთა ტესტირება ჩავატარეთ ორ სერიად. პირველში ცხოველები გადიოდნენ ტესტირებას სამი დღის განმავლობაში და მათზე ექსპერიმენტი არ ტარდებოდა. მეორე სერიაში ცხოველებზე ექსპერიმენტი ტარდებოდა სხვადასხვა ხანგრძლივობით აქტიური განრიდების ფორმირების და გამომუშავებული ქცევის შენარჩუნების დასადგენად. პირდაპირი დაყოფნებული ქცევის ტესტირებით ხანმოკლე მეხსიერებისა და ფიქსირებული განწყობის ფორმირების დასადგენად. ღია ველში ცხოველები ტესტირებას გადიოდნენ ექსპერიმენტის დაწყებამდე, ექსპერიმენტის მსვლელობის შუა პერიოდში და დამთავრების შემდეგ.

ინტაქტურ და ოპერირებულ ცხოველებზე ორივე სერიაში განხორციელებული გრუმინგების რაოდენობა ღია ველის შიშის (A) და ცნობისმოყვარეობის (B C) სექტორებში თავმოყრილია ცხრილში (ცხრილი 6.19). ამ ორი სერიის ტესტირებაში ძირითადი განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ პირველ სერიაში მონაწილე ცხოველები არ განიცდიდნენ ექსპერიმენტის პირობების გავლენით გამოწვეულ ემოციურ დაძაბულობას. მეორე სერიაში ჩატარებული ტესტირება ხდებოდა ისეთ ცხოველებზე რომლებიც განიცდიდნენ ძლიერ ემოციურ დაძაბულობას ექსპერიმენტის პირობების ზეგავლენით. განსაკუთრებით აღსანიშნავია ის მტკივნეული გაღიზიანება, რომელსაც ვირთავები ღებულობდნენ აქტიური თავდაცვითი ქცევის ფორმირების პირობებში.

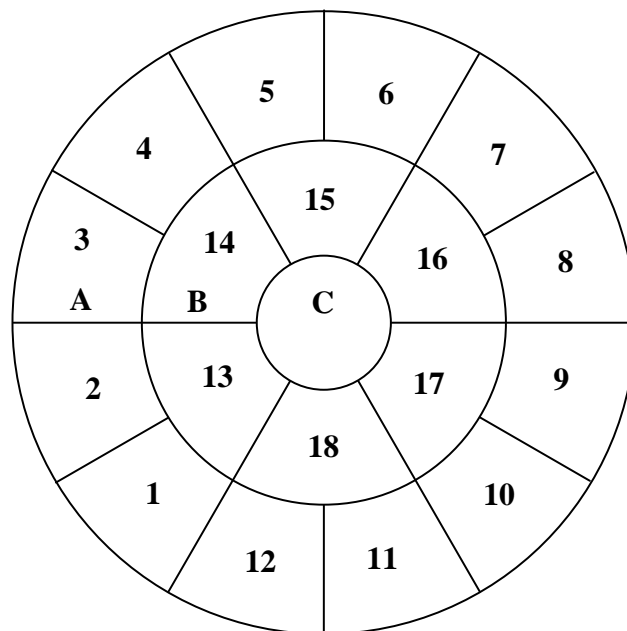
ღია ველის შიშის (A) და ცნობისმოყვარეობის (B C) სექტორებში განხორციელებული, ორივე სერიის ტესტირებაში, მოკლე და გრძელი გრუმინგების რაოდენობა ნაჩვენებია ცხრილში (ცხრილი 6.20). ცხრილიდან ჩანს, რომ მოკლე და

გრძელი გრუმინგების რაოდენობა თანაბარია შიშის და ცნობისმოყვარეობის ზონაში, რაც სტიუდენტის t-კრიტერიუმით მტკიცდება. გამონაკლისს წარმოადგენს მხოლოდ შიშის ზონაში განხორციელებული მოკლე გრუმინგები, რომლებიც განახორციელებს იმ ცხოველებმა რომლებიც ექსპერიმენტში არ მონაწილეობდნენ. ასეთი მდგომარეობა შეიძლება აიხსნას იმით, რომ ცხოველებს არ გადაუტანიათ ის ემოციური დაძაბულობა რომელსაც იწვევს ექსპერიმენტის პირობები.

ამავე მიზეზით შეიძლება აიხსნას ის სხვაობა რომელიც არსებობს გრუმინგების რაოდენობაში, რომელიც წარმოდგენილია ცხრილში (ცხრილი 6.19). ცნობისმოყვარეობის სექტორში განხორციელებული გრუმინგების რაოდენობა ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებულ ცხოველებში, რომელთაც არ განუცდიათ ექსპერიმენტის პირობების ზეგავლენა უფრო მაღალია იმ ცხოველებთან შედარებით რომლებმაც განიცადეს ექსპერიმენტის დაძაბული პირობები. შიშის სექტორში განხორციელებულ მოკლე გრუმინგების რაოდენობა კი დაბალია. ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში სურათი სხვანაირია. პირველი სერიის ცხოველებში ცნობისმოყვარეობის სექტორში გრუმინგების რაოდენობა დაბალია. შიშის სექტორში განხორციელებული გრუმინგების რაოდენობა კი მაღალი. ეს იმ მდგომარეობის შედეგია რომელიც ჩანს ჰისტოგრამიდან (სურ. 6.2). ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებს შიშის ემოციური მდგომარეობა გაცილებით ძლიერად აქვთ გამოხატული ვიდრე ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებულებს.

ღია ველში ინტაქტურ და ოპერირებულ ცხოველთა ტესტირების შედეგების ანალიზი საშუალებას გვაძლევს გავაკეთოთ ასეთი დასკვნები:

- ბიპოლარულად ჰიპოკამპდაზიანებულ ვირთაგვებს უძლიერდებათ შიშის ემოციური მდგომარეობა.
- მოკლე და გრძელი გრუმინგები ვლინდება როგორც დადებითი ასევე უარყოფითი ემოციური მდგომარეობის პირობებში.
- მოკლე გრუმინგი უმეტესწილად ვლინდება ვირთაგვათა შიშის ემოციურ მდგომარეობაში.
- გრძელი გრუმინგები უფრო ხშირად ვლინდება დადებით ემოციურ მდგომარეობაში.



სურ. 6.1 ღია ველის სქემა

ცხრილი 6.1

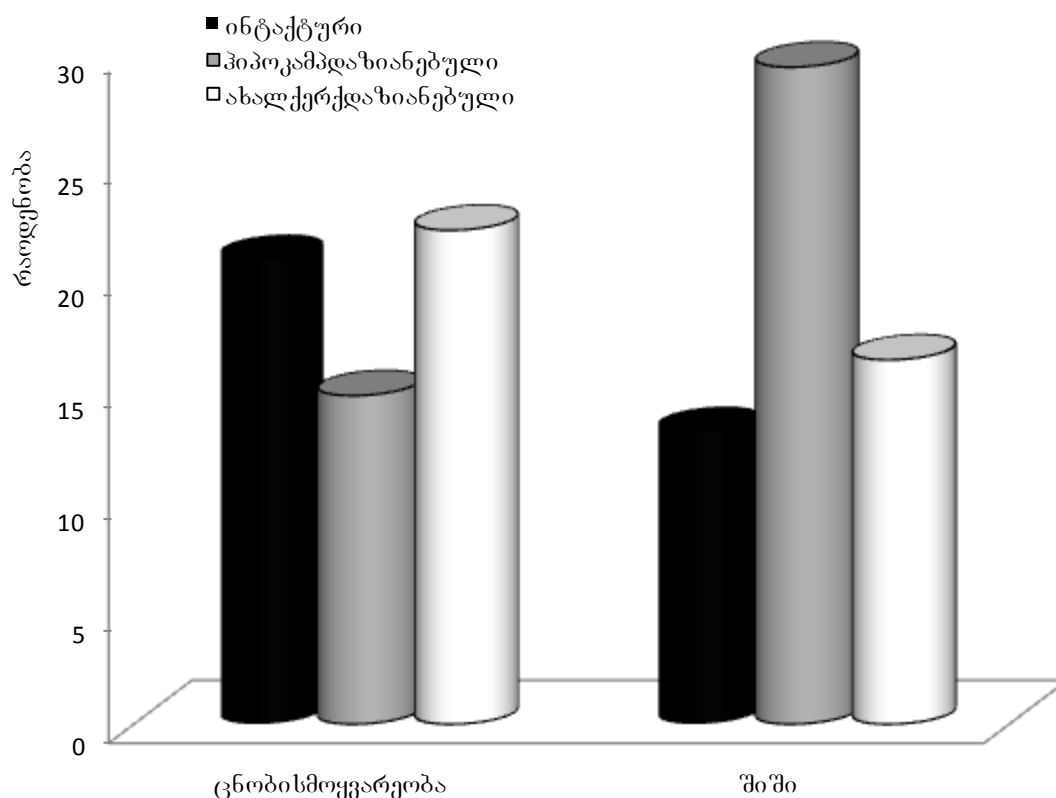
ღია ველში ტესტირების ეთოგრაფა

ქცევითი პარამეტრები			სექტორი		
			A	B	C
ცნობისმოყვარეობა	1	ჰორიზონტალური გადაადგილება		2	
	2	ადგილზე სიარული	2		
	3	თავის ბრუნვითი მოძრაობა დგომისას			
	4	თავის ბრუნვითი მოძრაობა ჯდომისას	5		
	5	ვერტიკალური პოზა ცენტრისაკენ	1		
	6	ცენტრში შესვლის რაოდენობა			2
	7	ცენტრისკენული გადაადგილება		5	
	8	გრუმინგი	მოკლე		
	გრძელი				
შიში	9	ჰორიზონტალური გადაადგილება	23		
	10	დეფეკაცია			
	11	ურინაცია			
	12	გატრუნვა	2		
	13	ვერტიკალური პოზა კედელზე	8		
	14	გრუმინგი	მოკლე	2	
	გრძელი		1		

ცხრილი 6.2

ინტაქტურ და ოპერირებულ ცხოველთა ტესტირება ღია ველში

ცხველები		ღღე			საშუალო
		1	2	3	
ინტაქტური	ცნობისმოყვარეობა	20.2	23.1	19.1	20.8
	შიში	11.4	13.4	14.5	13.1
ჰიპოკამპდაზიანებული	ცნობისმოყვარეობა	17.5	20.1	16.5	14.7
	შიში	36.6	30.3	21.3	29.4
ახალქერქდაზიანებული	ცნობისმოყვარეობა	23.1	20.1	23.1	22.1
	შიში	16.2	17.5	15.2	16.3



სურ. 6.2. ინტაქტურ და ოპერირებულ ცხოველთა ტესტირება ღია ველში

ცხრილი 6.3

ინტაქტურ და ოპერირებულ ცხოველთა გრუმინგების დინამიკა ღია ველში ტესტირებისას

ცხოველები		დღეები						საშუალო	
		1		2		3			
		სექტორი		სექტორი		სექტორი		სექტორი	
		A	B, C	A	B, C	A	B, C	A	B, C
ინტაქტური	მოკლე	1.2	4.2	2.2	4.3	1.1	3.1	1.5	3.87
	გრძელი	1.4	3.3	2.4	5.1	2.6	4.4	2.13	4.27
	საერთო	2.6	7.5	4.6	9.4	3.7	7.5	3.63	8.13
პიპო კამპადა ზიანებუელი	მოკლე	1.7	2.3	2.4	2.6	3.2	2.7	2.43	2.53
	გრძელი	5.2	1.8	3.3	2.5	4.2	4.5	4.23	2.93
	საერთო	6.9	3.5	5.7	5.1	7.4	7.2	6.67	5.27
ასალექერქდა ზიანებუელი	მოკლე	1.2	5.6	2.3	4.6	1.5	3.2	1.67	4.47
	გრძელი	2.3	3.2	4.5	4.1	2.3	3.8	3.03	3.7
	საერთო	3.5	8.8	6.8	8.7	3.8	7	4.7	8.17

ცხრილი 6.4

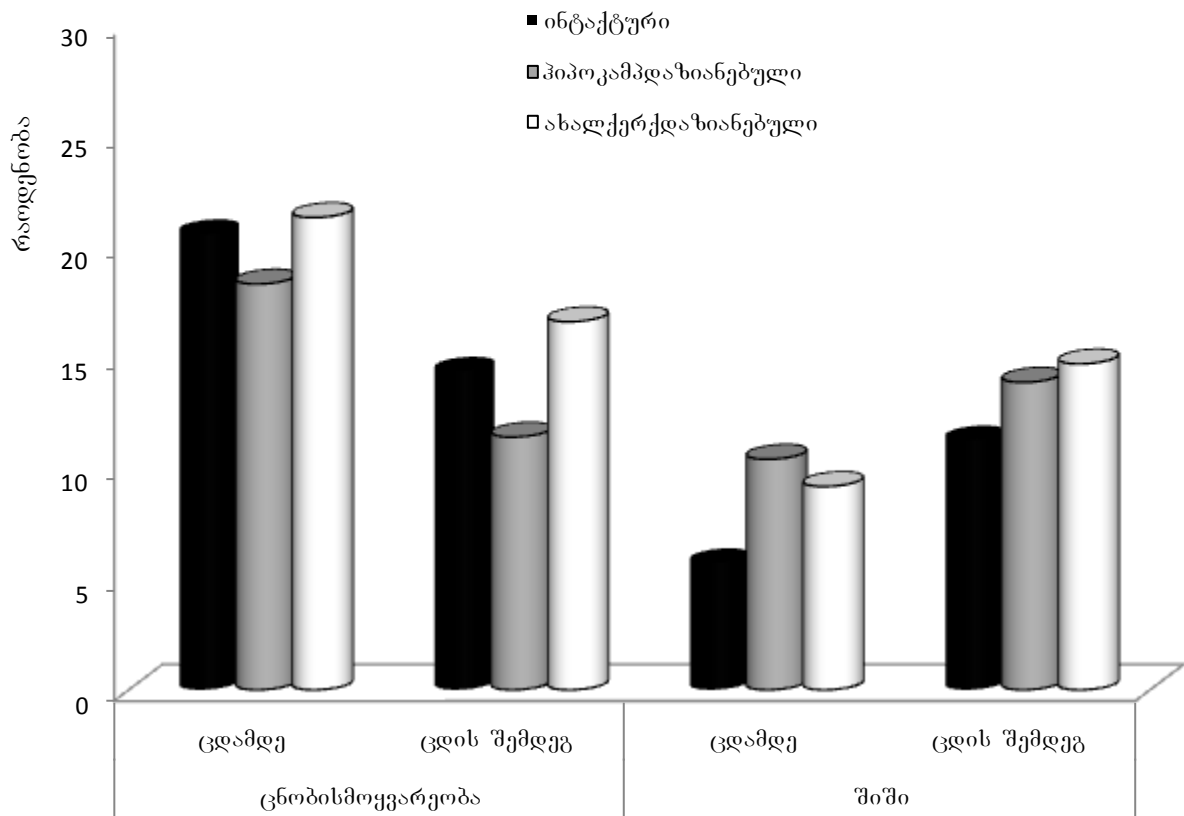
ინტაქტურ და ოპერირებულ ცხოველთა ღია ველის შიშისა და ცნობისმოყვარეობის სექტორებში განხორციელებულ გრუმიტა დინამიკა სამი დღის განმავლობაში ცდების დაწყებამდე

ცხოველები	ღია ველის A სექტორი		ღია ველის B C სექტორი	
	მოკლე	გრძელი	მოკლე	გრძელი
ინტაქტური	1.5	2.13	3.87	4.27
ჰიპოკამპდაზიანებული	2.43	4.23	2.53	2.93
ახალქერქდაზიანებული	1.67	3.03	4.47	3.7
საშუალო	1.87	3.13	3.62	3.63

ცხრილი 6.5

ცხოველთა ტესტირება ღია ველში აქტიური თავდაცვითი ქცევის ფორმირების დროს ფიქსირებული გარემოს პირობებში

ცხოველები			დღე			საშუალო
			1	10	20	
ინტაქტური	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	19.2	22.3	20.2	20.57
		ცდის შემდეგ	13.1	12.4	17.6	14.37
	შიში	ცდამდე	3.6	6.1	7.5	5.73
		ცდის შემდეგ	10.3	11.2	12.3	11.27
ჰიპოკამპდაზიანებული	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	15.2	18.3	21.4	18.3
		ცდის შემდეგ	9.6	11.4	13.2	11.4
	შიში	ცდამდე	11.2	9.2	10.8	10.4
		ცდის შემდეგ	15.3	13.1	13.2	13.87
ახალქერქდაზიანებული	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	21.4	23.2	19.4	21.3
		ცდის შემდეგ	16.7	18.8	14.3	16.6
	შიში	ცდამდე	6.3	8.7	12.5	9.17
		ცდის შემდეგ	13.2	15.3	15.6	14.7



სურ. 6.3. ცხოველთა ტესტირება ღია ველში აქტიური თავდაცვითი ქცევის ფორმირების დროს ფიქსირებული გარემოს პირობებში.

ცხრილი 6.6

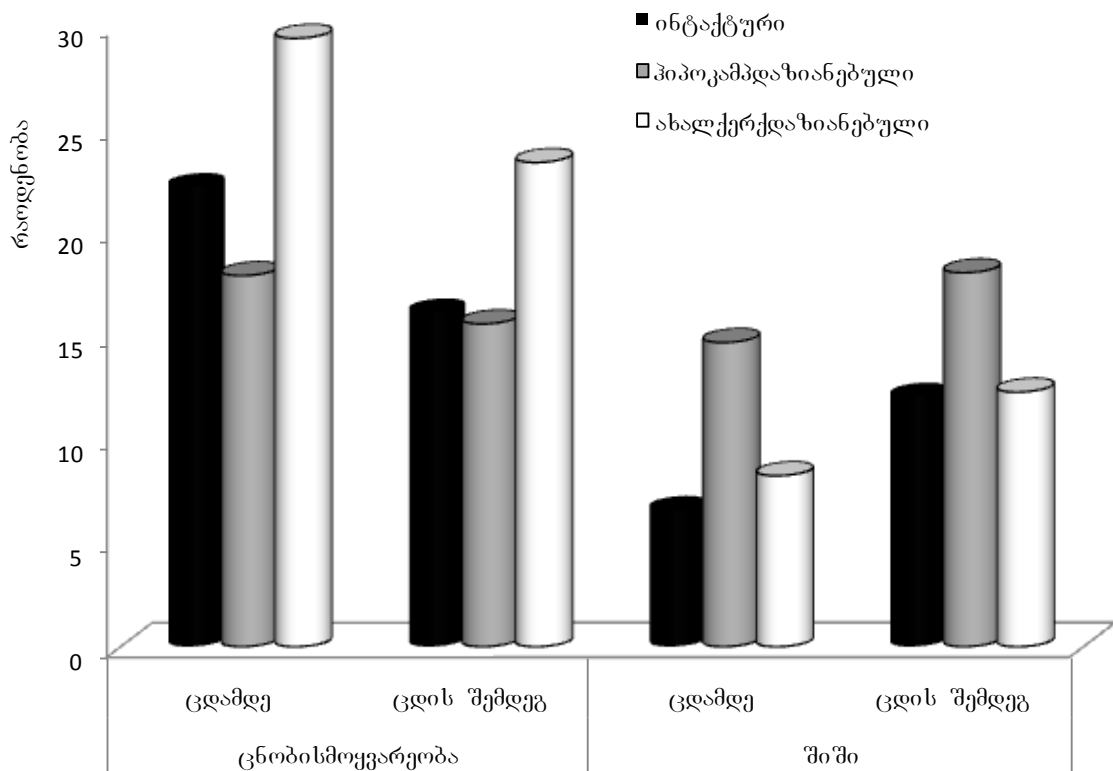
ცხოველთა ტესტირება ღია ველში აქტიური თავდაცვითი ქცევის ფორმირების დროს ცვლადი გარემოს პირობებში

ცხოველები			ღღე			საშუალო
			1	10	20	
ინტაქტური	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	22.2	19.2	25.3	22.23
		ცდის შემდეგ	19.3	14.1	15.1	16.17
	შიში	ცდამდე	4.4	8.3	7.2	6.63
		ცდის შემდეგ	9.1	11.1	16.1	12.1
ჰიპოკამპდიაზიანტული	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	12.2	19.3	22.3	17.93
		ცდის შემდეგ	11.9	15.4	19.5	15.6
	შიში	ცდამდე	19.5	11.2	13.4	14.7
		ცდის შემდეგ	18.7	15.8	19.7	18.07
ახალქექდიაზიანტული	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	25.1	33.7	29.5	29.4
		ცდის შემდეგ	21.3	28.6	20.3	23.4
	შიში	ცდამდე	6.9	9.5	8.4	8.26
		ცდის შემდეგ	12.3	13.4	11.2	12.3

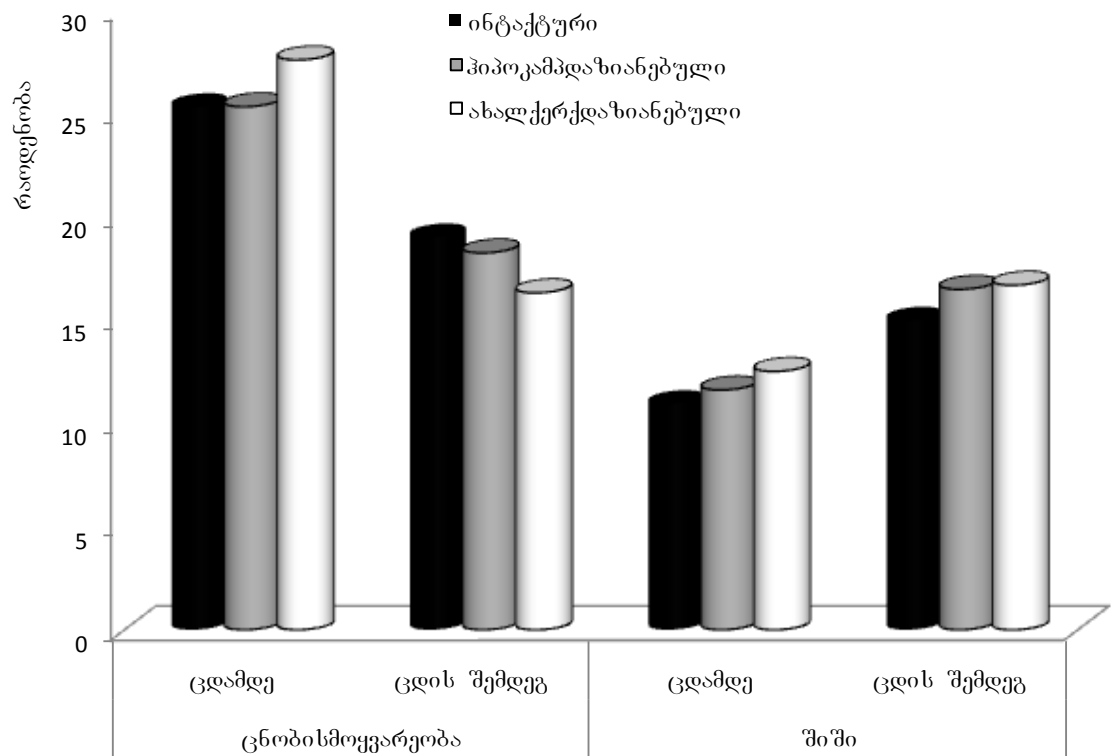
ცხრილი 6.7

ცხოველთა ტესტირება ღია ველში განმტკიცებული აქტიური თაგდაცვითი ქცევის შენარჩუნების დროს ფიქსირებული გარემოს პირობებში

ცხოველები			ღღე			საშუალო
			1	5	10	
ინტაქტური	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	21.7	25.1	29.1	25.3
		ცდის შემდეგ	17.1	20.7	19.2	19
	შიში	ცდამდე	8.2	11.6	13.4	10.93
		ცდის შემდეგ	12.3	15.3	17.3	14.97
ჰიპოკამპდიაზიანებული	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	33.4	23.4	19.2	25.3
		ცდის შემდეგ	21.2	16.2	17.3	18.23
	შიში	ცდამდე	9.7	11.7	13.4	11.6
		ცდის შემდეგ	12.1	17.8	19.5	16.47
ახალქექრქაზიანებული	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	41.3	24.3	17.1	27.57
		ცდის შემდეგ	21.4	14.3	13.3	16.3
	შიში	ცდამდე	11.7	9.4	16.4	12.5
		ცდის შემდეგ	17.1	15.8	17.1	16.67



სურ. 6.4. ცხოველთა ტესტირება ღია ველში აქტიური თავდაცვითი ქცევის ფორმირების დროს ცვლადი გარემოს პირობებში



სურ. 6.5. ცხოველთა ტესტირება ღია ველში განმტკიცებული აქტიური თავდაცვითი ქცევის შენარჩუნების დროს ფიქსირებული გარემოს პირობებში

ცხრილი 6.8

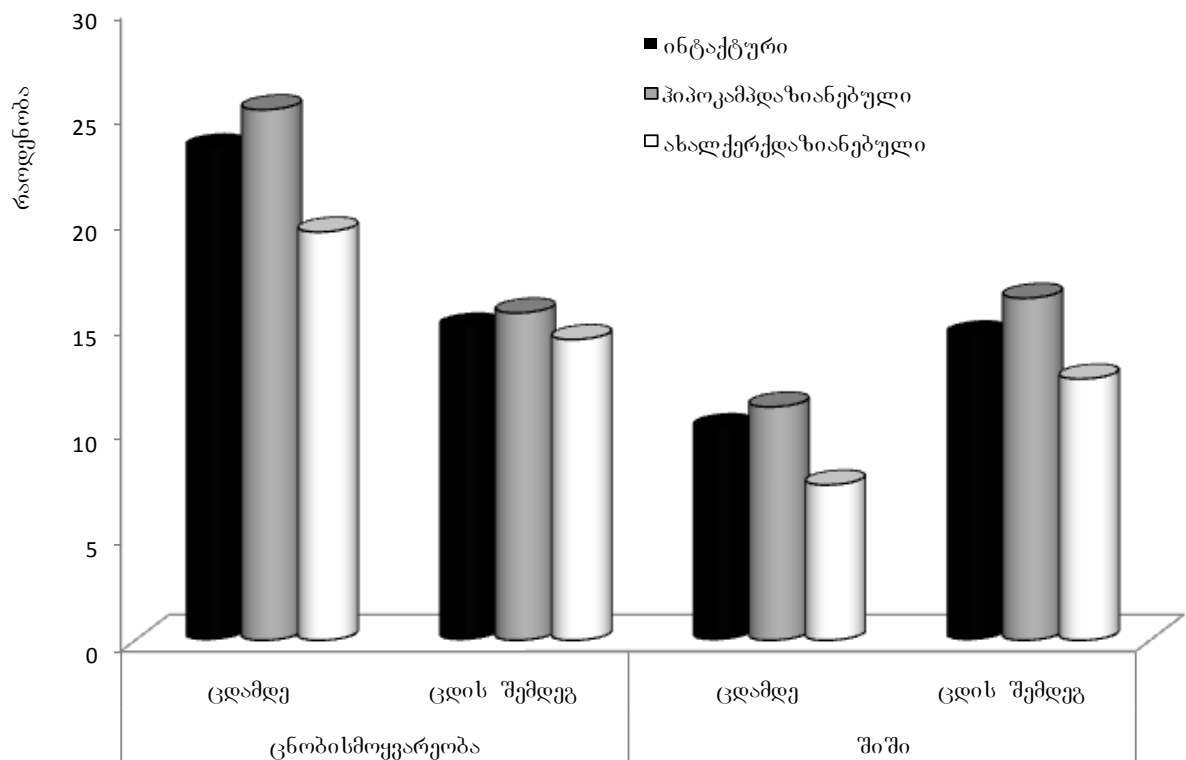
ცხოველთა ტესტირება ღია ველში განმტკიცებული აქტიური თავდაცვითი ქცევის შენარჩუნების დროს ცვლადი გარემოს პირობებში

ცხოველები			ღღე			საშუალო
			1	5	10	
ინტაქტური	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	19.1	21.7	29.3	23.37
		ცდის შემდეგ	10.3	15.1	19.2	14.87
	შიში	ცდამდე	8.7	10.2	11.4	10.1
		ცდის შემდეგ	11.6	15.4	16.5	14.5
ჰიპოკამპდაზიანებული	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	20.8	29.1	25.6	25.17
		ცდის შემდეგ	14.2	13.7	18.7	15.53
	შიში	ცდამდე	7.3	11.8	14.1	11.07
		ცდის შემდეგ	12.1	15.3	21.3	16.23
ახალქექდაზიანებული	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	18.3	20.2	19.6	19.37
		ცდის შემდეგ	15.4	14.1	13.3	14.27
	შიში	ცდამდე	7.3	9.4	5.4	7.37
		ცდის შემდეგ	12.2	13.5	11.5	12.4

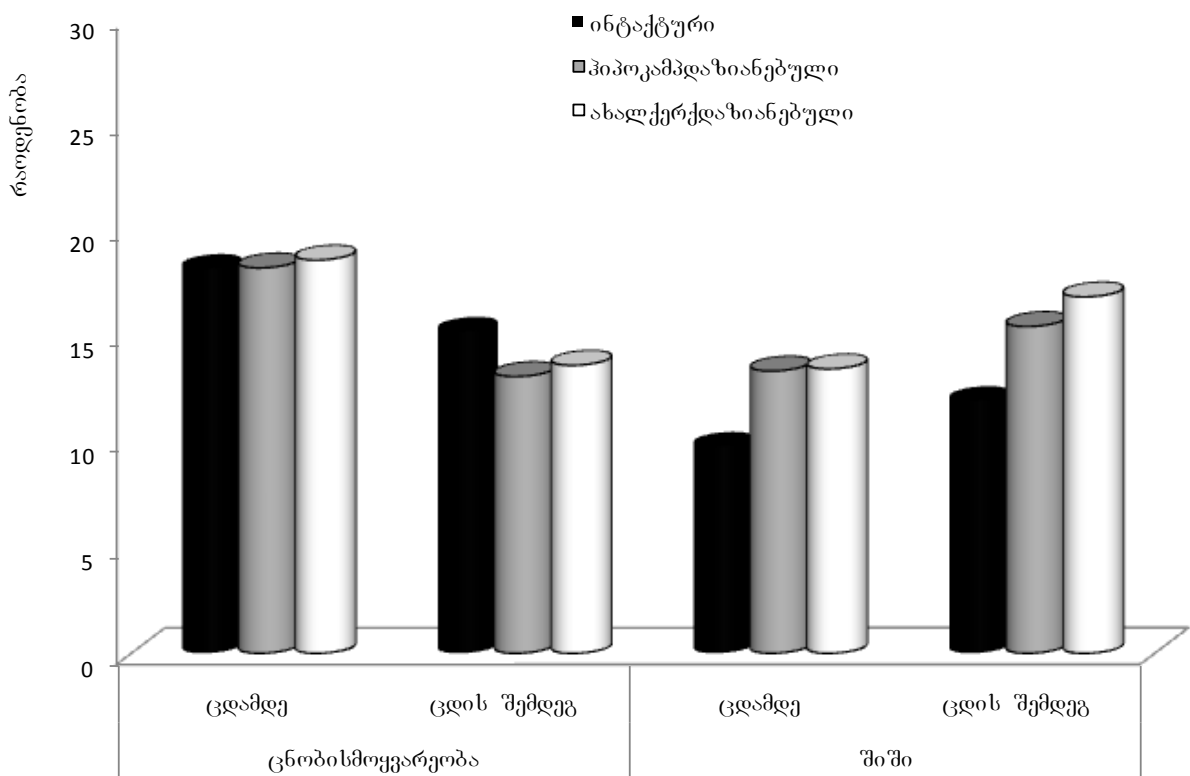
ცხრილი 6.9

ცხოველთა ტესტირება ღია ველში დაყოვნებული ქცევის ფორმირების პირობებში

ცხოველები			ღღე			საშუალო
			1	14	28	
ინტექტური	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	19.2	20.1	15.2	18.17
		ცდის შემდეგ	15.1	14.2	16.3	15.2
	შიში	ცდამდე	9.2	10.3	9.8	9.77
		ცდის შემდეგ	13.4	11.2	11.2	11.93
ჰიპოკამპდამიანებული	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	15.2	20.3	19.1	18.2
		ცდის შემდეგ	10.3	17.2	11.7	13.07
	შიში	ცდამდე	20.1	10.1	9.8	13.33
		ცდის შემდეგ	19.2	15.7	11.4	15.43
ახალქერქდაზიანებული	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	19.2	15.1	21.4	18.57
		ცდის შემდეგ	17.3	10.3	13.2	13.6
	შიში	ცდამდე	11.8	14.7	13.8	13.43
		ცდის შემდეგ	13.9	20.3	16.3	16.83



სურ. 6.6. ცხოველთა ტესტირება ღია ველში განმტკიცებული აქტიური თავდაცვითი ქცევის შენარჩუნების დროს ცვლადი გარემოს პირობებში

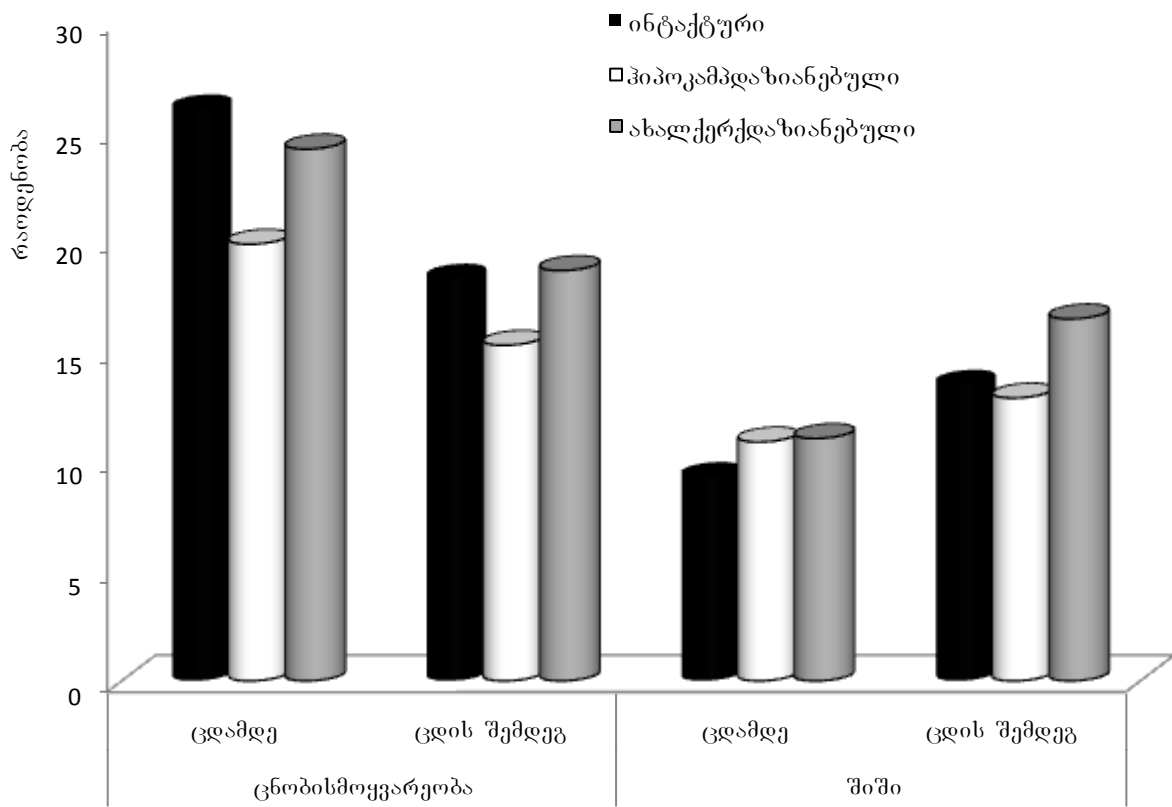


სურ. 6.7. ცხოველთა ტესტირება ღია ველში დაყოვნებული ქცევის ფორმირების პირობებში

ცხრილი 6.10

ცხოველთა ტესტირება ღია ველში ფიქსირებული განწყობის ფორმირების პირობებში

ცხოველები			ღღე			საშუალო
			1	5	10	
ინტექტური	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	25.6	29.4	23.1	26.03
		ცდის შემდეგ	20.5	19.3	15.2	18.33
	შიში	ცდამდე	9.8	10.3	7.9	9.3
		ცდის შემდეგ	11.7	13.4	15.4	13.5
ჰიპოკამპდამზიანებელი	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	23.3	14.5	21.8	19.87
		ცდის შემდეგ	18.2	10.3	17.3	15.27
	შიში	ცდამდე	9.1	10.2	13.3	10.87
		ცდის შემდეგ	13.2	15.6	9.8	12.87
ახალქერქაზიანებელი	ცნობისმოყვარეობა	ცდამდე	33.3	20.1	19.2	24.2
		ცდის შემდეგ	21.2	19.7	15.1	18.67
	შიში	ცდამდე	11.2	10.7	11.2	11.03
		ცდის შემდეგ	15.3	14.3	19.8	16.47



სურ. 6.8. ცხოველთა ტესტირება ღია ველში ფიქსირებული განწყობის ფორმირების პირობებში

ცხრილი 6.11

გრუმინგების რაოდენობის დინამიკა ღია ველში ტესტირებისას აქტიური თავდაცვითი ქცევის ფორმირების პირობებში. ფიქსირებული გარემო

ცხოველები			ფიქსირებული გარემო, დღეები						საშუალო	
			1		10		20			
			სექტორი		სექტორი		სექტორი		სექტორი	
			A	B, C	A	B, C	A	B, C	A	B, C
ინტექტური	ცდამდე	მოკლე	1.6	2.5	1.5	2.4	1.5	2.6	1.53	2.50
		გრძელი	1.5	1.0	1.4	2.6	1.7	1.3	1.53	1.63
		საერთო	3.1	3.5	2.9	5.0	3.2	3.9	3.07	4.13
	ცდის შემდეგ	მოკლე	2.4	3.4	2.7	2.3	2.5	4.6	2.53	3.43
		გრძელი	2.3	2.6	3.1	3.4	3.2	5.1	2.87	3.70
		საერთო	4.7	6.0	5.8	5.7	5.7	9.7	5.40	7.13
პიპოკამბდაზიანებული	ცდამდე	მოკლე	2.5	1.5	2.5	1.1	2.3	1.1	2.43	1.23
		გრძელი	3.4	2.3	2.3	2.1	2.1	1.4	2.60	1.93
		საერთო	5.9	3.8	4.8	3.2	4.4	2.5	5.03	3.17
	ცდის შემდეგ	მოკლე	2.3	1.9	3.4	1.3	1.7	1.3	2.47	1.50
		გრძელი	3.1	1.2	2.4	2.2	2.8	1.2	2.77	1.53
		საერთო	5.4	3.1	5.8	3.5	4.5	2.5	5.23	3.03
ახალქერქდაზიანებული	ცდამდე	მოკლე	1.1	2.7	1.7	2.4	1.2	2.1	1.33	2.40
		გრძელი	1.4	1.3	1.4	2.3	2.1	1.3	1.63	1.63
		საერთო	2.5	4.0	3.1	4.7	3.3	3.4	2.97	4.03
	ცდის შემდეგ	მოკლე	2.1	2.7	2.1	1.7	1.8	2.3	2.00	2.23
		გრძელი	1.1	1.9	3.1	1.6	1.7	1.4	1.97	1.63
		საერთო	3.2	4.6	5.2	3.3	3.5	3.7	3.97	3.87

ცხრილი 6.12

გრუმინგების რაოდენობის დინამიკა ღია ველში ტესტირებისას აქტიური თავდაცვითი ქცევის ფორმირების პირობებში. ცვლადი გარემო

ცხოველები			ცვლადი გარემო, დღეები						საშუალო	
			1		10		20			
			სექტორი		სექტორი		სექტორი		სექტორი	
			A	B, C	A	B, C	A	B, C	A	B, C
ინტექტური	ცდამდე	მოკლე	1.3	1.4	1.3	1.5	1.7	2.1	1.43	1.67
		გრძელი	1.4	1.6	1.3	2.2	1.8	1.8	1.50	1.87
		საერთო	2.7	3	2.6	3.7	3.5	3.9	2.93	3.53
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.3	1.7	1.2	1.7	1.2	1.3	1.23	1.57
		გრძელი	1.4	2.3	2.1	1.9	2.1	1.3	1.87	1.83
		საერთო	2.7	4	3.3	3.6	3.3	2.6	3.10	3.40
პიპოკამბდაზიანებული	ცდამდე	მოკლე	1.8	1.5	2.3	1.8	1.6	2.1	1.90	1.80
		გრძელი	3.1	2.1	1.3	1.7	2.1	1.9	2.17	1.90
		საერთო	4.9	3.6	3.6	3.5	3.7	4	4.07	3.70
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.9	1.5	1.7	1.6	2.1	1.8	1.90	1.63
		გრძელი	2.2	2.3	1.8	2.2	2.7	2.3	2.23	2.27
		საერთო	4.1	3.8	3.5	3.8	4.8	4.1	4.13	3.90
ახალქერქდაზიანებული	ცდამდე	მოკლე	2.3	1.7	1.3	1.8	1.8	1.4	1.80	1.63
		გრძელი	1.8	2.1	1.9	1.7	2.1	1.8	1.93	1.87
		საერთო	4.1	3.8	3.2	3.5	3.9	3.2	3.73	3.50
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.8	2.1	1.3	2.1	1.8	1.7	1.63	1.97
		გრძელი	2.1	1.8	1.4	1.9	1.4	2.1	1.63	1.93
		საერთო	3.9	3.9	2.7	4	3.2	3.8	3.27	3.90

ცხრილი 6.13

გრუმინგების რაოდენობის დინამიკა ღია ველში ტესტირებისას აქტიური თავდაცვითი ქცევის შენარჩუნების პირობებში. ფიქსირებული გარემო

ცხოველები			ფიქსირებული გარემო, დღეები						საშუალო	
			1		5		10			
			სექტორი		სექტორი		სექტორი		სექტორი	
			A	B, C	A	B, C	A	B, C	A	B, C
ინტაქტური	ცდამდე	მოკლე	1.3	1.7	1.8	1.4	1.6	1.7	1.57	1.60
		გრძელი	1.5	1.4	1.9	2.1	2.3	1.5	1.90	1.67
		საერთო	2.8	3.1	3.7	3.5	3.9	3.2	3.47	3.27
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.7	2.3	1.8	1.3	1.3	1.6	1.60	1.73
		გრძელი	1.4	1.9	1.4	1.8	1.4	1.3	1.40	1.67
		საერთო	3.1	4.2	3.2	3.1	2.7	2.9	3.00	3.40
პიპოკამბდაზიანებული	ცდამდე	მოკლე	1.4	1.3	1.1	2.1	1.5	1.3	1.33	1.57
		გრძელი	1.2	1.5	2.3	1.8	1.7	1.4	1.73	1.57
		საერთო	2.6	2.8	3.4	3.9	3.2	2.7	3.07	3.13
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.8	1.4	1.5	1.9	1.2	1.4	1.50	1.57
		გრძელი	1.3	1.7	1.8	2.1	2.1	1.8	1.73	1.87
		საერთო	3.1	3.1	3.3	4	3.3	3.2	3.23	3.43
ახალქერქდაზიანებული	ცდამდე	მოკლე	1.8	1.3	1.7	2.1	3.1	1.4	2.20	1.60
		გრძელი	2.1	1.8	1.6	1.8	1.2	1.5	1.63	1.70
		საერთო	3.9	3.1	3.3	3.9	4.3	2.9	3.83	3.30
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.1	1.7	1.1	1.5	1.2	1.4	1.13	1.53
		გრძელი	1.3	1.8	1.7	1.6	1.4	1.8	1.47	1.73
		საერთო	2.4	3.5	2.8	3.1	2.6	3.2	2.60	3.27

ცხრილი 6.14

გრუმინგების რაოდენობის დინამიკა ღია ველში ტესტირებისას აქტიური თავდაცვითი ქცევის შენარჩუნების პირობებში. ცვლადი გარემო

ცხოველები			ცვლადი გარემო, დღეები						საშუალო	
			1		5		10			
			სექტორი		სექტორი		სექტორი		სექტორი	
			A	B, C	A	B, C	A	B, C	A	B, C
ინტაქტური	ცდამდე	მოკლე	1.2	1.7	1.2	1.3	1.8	1.8	1.40	1.60
		გრძელი	1.3	1.5	1.7	1.4	1.6	1.2	1.53	1.37
		საერთო	2.5	3.2	2.9	2.7	3.4	3.0	2.93	2.97
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.6	0.9	1.2	1.7	1.4	1.6	1.40	1.40
		გრძელი	1.8	1.3	1.3	1.8	2.1	1.8	1.73	1.63
		საერთო	3.4	2.2	2.5	3.5	3.5	3.4	3.13	3.03
ჰიპოკამპდაზიანებული	ცდამდე	მოკლე	1.2	1.3	1.7	1.6	1.3	1.2	1.40	1.37
		გრძელი	1.8	2.1	2.3	1.5	2.1	1.7	2.07	1.77
		საერთო	3.0	3.4	4.0	3.1	3.4	2.9	3.47	3.13
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.2	1.1	1.5	1.7	1.4	1.6	1.37	1.47
		გრძელი	2.1	1.3	2.1	1.3	1.2	1.4	1.80	1.33
		საერთო	3.3	2.4	3.6	3.0	2.6	3.0	3.17	2.80
ახალქექრქდაზიანებული	ცდამდე	მოკლე	1.7	1.4	1.7	1.4	1.1	1.3	1.50	1.37
		გრძელი	1.8	2.1	1.3	1.9	1.2	1.5	1.43	1.83
		საერთო	3.5	3.5	3.0	3.3	2.3	2.8	2.93	3.20
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.1	1.6	1.4	2.1	1.3	1.4	1.27	1.70
		გრძელი	1.2	1.3	1.6	1.8	2.1	1.6	1.63	1.57
		საერთო	2.3	2.9	3.0	3.9	3.4	3.0	2.90	3.27

ცხრილი 6.15

გრუმინგების რაოდენობის დინამიკა ღია ველში ტესტირებისას დაყოვნებული ქცევის ფორმირების პირობებში

ცხოველები			ღვეები						საშუალო	
			1		14		28			
			სექტორი		სექტორი		სექტორი		სექტორი	
			A	B, C	A	B, C	A	B, C	A	B, C
ინტექტური	ცდამდე	მოკლე	1.3	2.1	1.1	2.1	1.2	2.1	1.20	2.10
		გრძელი	1.4	1.2	1.2	1.1	1.1	1.3	1.23	1.20
		საერთო	2.7	3.3	2.3	3.2	2.3	3.4	2.43	3.30
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.1	1.4	1.3	1.2	1.2	1.5	1.20	1.37
		გრძელი	1.2	1.3	1.4	1.1	1.3	1.1	1.30	1.17
		საერთო	2.3	2.7	2.7	2.3	2.5	2.6	2.50	2.53
პიპოკამბდაზიანებული	ცდამდე	მოკლე	1.1	1.4	1.2	1.3	1.1	1.5	1.13	1.40
		გრძელი	1.3	1.1	1.1	1.1	1.7	1.4	1.37	1.20
		საერთო	2.4	2.5	2.3	2.4	2.8	2.9	2.50	2.60
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.2	1.7	1.8	2.1	1.4	1.7	1.47	1.83
		გრძელი	1.1	1.5	1.6	1.2	1.9	1.5	1.53	1.40
		საერთო	2.3	3.2	3.4	3.3	3.3	3.2	3.00	3.23
ახალქერქდაზიანებული	ცდამდე	მოკლე	1.1	1.7	1.6	1.5	1.9	2.1	1.53	1.77
		გრძელი	1.3	1.4	1.3	1.6	1.5	1.6	1.37	1.53
		საერთო	2.4	3.1	2.9	3.1	3.4	3.7	2.90	3.30
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.6	1.3	1.5	1.7	1.6	1.5	1.57	1.50
		გრძელი	1.9	1.8	1.9	1.3	1.4	1.6	1.73	1.57
		საერთო	3.5	3.1	3.4	3.0	3.0	3.1	3.30	3.07

ცხრილი 6.16

გრუმინგების რაოდენობის დინამიკა ღია ველში ტესტირებისას ფიქსირებული განწყობის ფორმირების პირობებში

ცხოველები			დღეები						საშუალო	
			1		5		10			
			სექტორი		სექტორი		სექტორი		სექტორი	
			A	B, C	A	B, C	A	B, C	A	B, C
ინტაქტური	ცდამდე	მოკლე	1.4	1.3	1.5	2.1	1.8	1.3	1.57	1.57
		გრძელი	1.2	1.4	1.3	1.7	1.7	1.4	1.40	1.50
		საერთო	2.6	2.7	2.8	3.8	3.5	2.7	2.97	3.07
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.2	1.5	1.6	2.1	1.3	1.4	1.37	1.67
		გრძელი	1.1	1.3	1.7	1.6	1.6	1.2	1.47	1.37
		საერთო	2.3	2.8	3.3	3.7	2.9	2.6	2.83	3.03
ჰიპოკამპდაზიანებული	ცდამდე	მოკლე	1.1	1.8	1.5	1.4	1.6	1.2	1.40	1.47
		გრძელი	1.2	1.4	1.3	1.7	1.3	1.3	1.27	1.47
		საერთო	2.3	3.2	2.8	3.1	2.9	2.5	2.67	2.93
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.3	1.7	2.1	1.5	1.4	1.7	1.60	1.63
		გრძელი	1.2	1.6	1.3	1.4	1.7	2.1	1.40	1.70
		საერთო	2.5	3.3	3.4	2.9	3.1	3.8	3.00	3.33
ახალქექრქდაზიანებული	ცდამდე	მოკლე	1.2	1.7	1.4	1.6	1.1	1.8	1.23	1.70
		გრძელი	1.7	1.3	1.5	1.3	1.2	1.5	1.47	1.37
		საერთო	2.9	3.0	2.9	2.9	2.3	3.3	2.70	3.07
	ცდის შემდეგ	მოკლე	1.1	1.3	1.5	2.1	1.3	1.4	1.30	1.60
		გრძელი	1.8	1.2	1.3	1.4	1.7	1.3	1.60	1.30
		საერთო	2.9	2.5	2.8	3.5	3.0	2.7	2.90	2.90

ინტაქტურ და ოპერირებულ ცხოველთა გრუმინგების რაოდენობა ღია ველის შიშის (A) სექტორში

- 1- აქტიური განრიდების გამომუშავება ფიქსირებულ გარემოში,
- 2- აქტიური განრიდების გამომუშავება ცვლად გარემოში,
- 3- გამომუშავებული აქტიური განრიდების შენარჩუნება ფიქსირებულ გარემოში,
- 4- გამომუშავებული აქტიური განრიდების შენარჩუნება ცვლად გარემოში,
- 5- დაყოფილებული ქცევების ფორმირება,
- 6- ფიქსირებული განწყობის ფორმირება.

ცხოველები	ღია ველის A სექტორში				
		მოკლე		გრძელი	
		ცდამდე	ცდის შემდეგ	ცდამდე	ცდის შემდეგ
ინტაქტური	1	1.52	2.53	1.53	2.87
	2	1.43	1.23	1.50	1.87
	3	1.37	1.60	1.90	1.40
	4	1.40	1.40	1.53	1.73
	5	1.20	1.21	1.23	1.30
	6	1.57	1.30	1.40	1.47
საშუალო		1.45	1.54	1.51	1.77
ჰიპოკამპდა- ზიანებული	1	2.43	2.47	2.60	2.77
	2	1.90	1.90	2.17	2.23
	3	1.33	1.50	1.73	1.73
	4	1.40	1.37	2.07	1.80
	5	1.30	1.47	1.37	1.53
	6	1.40	1.59	1.27	1.40
საშუალო		1.59	1.71	1.86	1.91
ახალქერქდა- ზიანებული	1	1.33	2.00	1.63	1.97
	2	1.80	1.63	1.93	1.65
	3	2.20	1.13	1.63	1.47
	4	1.50	1.27	1.43	1.64
	5	1.53	1.58	1.37	1.74
	6	1.23	1.30	1.45	1.60
საშუალო		1.59	1.48	1.57	1.67
საერთო		4.63	4.73	4.94	5.35

ცხრილი 6.18

ინტაქტურ და ოპერირებულ ცხოველთა გრუმინგების რაოდენობა ღია ველის ცნობისმოყვარეობის (B, C) სექტორებში

- 1- აქტიური განრიდების გამომუშავება ფიქსირებულ გარემოში,
- 2- აქტიური განრიდების გამომუშავება ცვლად გარემოში,
- 3- გამომუშავებული აქტიური განრიდების შენარჩუნება ფიქსირებულ გარემოში,
- 4- გამომუშავებული აქტიური განრიდების შენარჩუნება ცვლად გარემოში,
- 5- დაყოვნებული ქცევების ფორმირება,
- 6- ფიქსირებული განწყობის ფორმირება.

ცხოველები	ღია ველის B, C სექტორებში				
		მოკლე		გრძელი	
		ცდამდე	ცდის შემდეგ	ცდამდე	ცდის შემდეგ
ინტაქტური	1	2.50	3.43	1.63	3.70
	2	1.67	1.57	1.87	1.83
	3	1.60	1.73	1.67	1.67
	4	1.60	1.40	1.37	1.63
	5	2.10	1.37	1.20	1.17
	6	1.57	1.67	1.50	1.37
საშუალო		1.84	1.86	1.54	1.89
პიპოკამპდა- ზიანებული	1	1.23	1.50	1.93	1.53
	2	1.80	1.63	1.90	2.27
	3	1.57	1.57	1.32	1.87
	4	1.37	1.46	1.75	1.33
	5	1.40	1.83	1.20	1.40
	6	1.47	1.63	1.47	1.70
საშუალო		1.47	1.60	1.59	1.68
ახალქერქდა- ზიანებული	1	2.40	2.39	1.63	1.63
	2	1.63	1.97	1.88	1.94
	3	1.60	1.53	1.70	1.73
	4	1.37	1.70	1.83	1.57
	5	1.77	1.50	1.53	1.54
	6	1.70	1.60	1.35	1.30
საშუალო		1.74	1.78	1.65	1.61
საერთო		5.05	5.24	4.78	5.18

ცხრილი 6.19
ინტაქტური და ოპერირებული ცხოველების მიერ განხორციელებული გრუმინგების რაოდენობა ღია ველის A და B, C სექტორებში

ცხოველები		ღია ველის სექტორი	
		A	B, C
ტესტირება უექსპერიმენტოდ	ინტაქტური	3.63	8.14
	ჰიპოკამპდაზიანებული	6.66	5.46
	ახალქერქდაზიანებული	4.70	8.17
ტესტირება ექსპერიმენტის პირობებში	ინტაქტური	4.76	7.13
	ჰიპოკამპდაზიანებული	7.07	6.34
	ახალქერქდაზიანებული	6.31	6.78

ცხრილი 6.20
მოკლე და გრძელი გრუმინგების რაოდენობა ღია ველის ცნობისმოყვარეობის და შიშის სექტორებში ექსპერიმენტამდე და ექსპერიმენტის პირობებში

ცხოველები	A სექტორი			B, C სექტორი		
	მოკლე	გრძელი	საერთო	მოკლე	გრძელი	საერთო
ტესტირება უექსპერიმენტოდ	1.87	3.13	5	3.62	3.63	7.25
ტესტირება ექსპერიმენტის პირობებში	3.11	3.48	6.46	3.46	3.31	6.77

თავი 7 კვლევის შედეგების განსჯა

კონვი ლოიდ მორგანმა 1891 წელს მოგვაწოდა რჩევა რომელიც განხილული აქვს ჰეგენჰანს და ოლსონს (Хегенхан, Олсон, 2004) თანამედროვე ინტერპრეტაციით. მორგანის მოწოდებული რჩევა ცნობილი გახდა მორგანის წესის სახელით. წესის არსი იმაში მდგომარეობს, რომ როდესაც მკვლევარი აკეთებს ცხოველთა მოქმედების ინტერპრეტაციას არ უნდა იქნას გამოყენებული ადამიანისათვის დამახასიათებელი უმაღლესი ფსიქიკური პროცესების აღმნიშვნელი ტერმინები. მორგანი იმასაც აღნიშნავდა, რომ ცხოველებისათვის დამახასიათებელია კოგნიტური პროცესები, რომლებიც ხშირად ირღვევა. ადამიანებთან შედარებით ცხოველთა კოგნიტური პროცესები გაცილებით დაბალი დონისაა.

ცხოველთა კოგნიტური პროცესების გააზრებისათვის აუცილებელია პრობლემის კვლევის ისტორიული წინამძღვრების გათვალისწინება. ცხოველთა კოგნიტური პროცესების კვლევის შედეგებმა (Wyenne, 2004) ცხადყო, რომ ისინი არ წარმოადგენენ მხოლოდ ადამიანისათვის დამახასიათებელ ფენომენს (Bermudez, 2006; Clayton, 2003), რამაც საშუალება მისცა ნეიროფსიქოლოგებს დაეწყოთ ადამიანის აზროვნების წინაეგოლუციური საწყისების აქტიური ძიება (Heyes, Huber, 2000). ცხოველების კოგნიტური პროცესების კვლევისას ტერმინების : განსჯისა და გადაწყვეტილების მიღების თამამი გამოყენება არ გულისხმობს ანთროპომორფულ მიდგომას ცხოველთა კოგნიტური უნარისადმი. ასეთი კვლევები ორიენტირებულია ცხოველების, როგორც მოდელური სისტემების გამოყენებაზე ადამიანის კოგნიტური პროცესების გააზრებისათვის (Watanabe, Huber, 2006; Zentall, 2001). ისინი ცხადყოფენ ცხოველების კოგნიტური პროცესების (განსჯითი ქცევა, გადაწყვეტილების მიღება და სწორი არჩევანის გაკეთება) აღწერისა და შედარებითი ანალიზისათვის თეორიული თუ ემპირიული გზების დასახვის აუცილებლობას (Sanfey, 2007; Hurley, Nudds, 2006; Bekoff et al., 2002; Heyes, Huber, 2000)

ვირთაგვათა განსჯით ქცევებზე გამოქვეყნებული ერთ-ერთი პირველი ნაშრომი ეკუთვნის მაიერს (Maier, 1929), რომელიც მოგვიანებით გაანალიზებულია დემბოვსკისა და მენინგის (Меннинг, 1982) მიერ. შეხედულება განსჯით ქცევებზე გამოთქმული აქვთ ბერიტაშვილს (Бериташвили 1981) და კრუშინსკის (Крушинский, 1986). პრობლემის ირგვლივ ბოლო წლებში გამოქვეყნებულია საინტერესო შრომები (Allen, 1997; Зорина, Полетаева, 2002; Леонтьев, 2006; Blaisdell, et al, 2006; სტამატელი, არჩვაძე, 2007; Stamateli et al., 2008). მკვლევარები დღეს უკვე აქტიურად საუბრობენ ცხოველებში (ვირთაგვებში, მტრედებში, პრიმატებში). გონივრული, ლოგიკური ქცევებისა და განსჯის უნარის არსებობაზე (Yamazaki, 2004; Beckers et al, 2006; Blaisdell et al, 2006; Foote, Cristal, 2007). დადგინდა, რომ ვირთაგვები ავლენენ სიტუაციის შეფასების უნარს იმ შემთხვევაშიც კი, როდესაც ფლობენ საკმარის ინფორმაციას ტესტის წარმატებით შესრულებისათვის. აღმოჩენა გზას უხსნის შემდგომ ექსპერიმენტებს ტვინის ანატომიასა და ნეიროქიმიაში, რომლებიც ქმნიან ვირთაგვების კოგნიტური ქცევის საფუძველს. კვლევებმა შეიძლება გავლენა იქონიოს კოგნიტურ პროცესებთან დაკავშირებული დაავადებების (ალცჰაიმერის დაავადება, ამნეზია) შესწავლის პერსპექტივაზე.

განსჯითი ქცევები ცხოველებში რიგ მკვლევართა მიერ შეფასდა, როგორც დეკლარაციული, ლოგიკური დასკვნების გამოტანის პროცესის არსებობა. ისინი თვლიან, რომ ცხოველები სასურველი ქცევითი შედეგის მისაღებად იყენებენ ადამიანის ლოგიკის მსგავს პროცესებს (Wynne, 1995). არსებობს მოსაზრება, რომ

განსჯითი ქცევა ცხოველებში აიხსნას მოქმედი სიგნალის ასოციაციური ძალის ნატიფი დიფერენცირებით (Frank et al., 2003; Van Elzaker et al., 2003).

განსჯა და გადაწყვეტილების მიღება თავის ტვინში მიმდინარე რთული და ნატიფი პროცესების შედეგია და არა ამ პროცესების საწყისი ეტაპი. ამიტომაც აუცილებელია არა მარტო გადაწყვეტილების მიღების, არამედ მისი წინმსწრები სტადიის – განსჯის პროცესის ანალიზი, რომელიც გადაწყვეტილების მიმართულებისა და ადექვატური სტრატეგიის განმსაზღვრელია. ცხოველები დებულობენ სენსორულ ინფორმაციას სპეციფიკური კანონზომიერებით და ახდენენ გარემოს რეპრეზენტაციას, რაც ქმნის განსჯითი ქცევის, გადაწყვეტილებათა მიღებისა და არჩევანის გაკეთების წინაპირობას.

დამასიოს მიხედვით (Damasio, 1996) განსჯითი ქცევა და გადაწყვეტილების მიღება განსაზღვრავენ შემეცნების დომენს, რომელშიც ხდება არჩევანის გაკეთება გარემოებათა შესაბამისად. განსჯის, გადაწყვეტილების, მოქმედების, არჩევანისა და რაციონალურობის კონცეფციები ძირეულად უკავშირდება ქცევას.

რადგანაც გადაწყვეტილების მიღება განსჯის ან ემოციური პროცესის შედეგია, იგი შეიძლება იყოს რაციონალური ან არარაციონალური, ემყარებოდეს ექსპლიციტურ ან სიტუაციიდან გამომდინარე ვარაუდებს. თუკი განსჯის შედეგი და არჩეული ქცევითი სტრატეგია ადაპტურია, არჩევანი განიხილება, როგორც რაციონალური. სწორი გადაწყვეტილება ევოლუციურად ადაპტური ბუნებისაა. არსებული მოსაზრების თანახმად (Preston, 2001) გადაწყვეტილების მიღების პროცესი მსგავსია ფრინველებში, ძუძუმწოვრებში და შესაძლოა ადამიანებშიც კი, რაც პროცესის შედარებითი შესწავლისა და ნეიროფსიქოლოგიური მექანიზმების ახსნის შესაძლებლობას იძლევა.

გადაწყვეტილების მიღების აუცილებელ წინაპირობას წარმოადგენს მოტივაციის არსებობაც, რომელიც ახდენს მესხიერებიდან მის დასაკმაყოფილებლად აუცილებელი ყველა პირობის აღწარმოების ინიცირებას. ამიტომაც განსჯისა და გადაწყვეტილების მიღების პროცესების შესწავლა მოტივაციისა და მესხიერებისაგან დამოუკიდებლად ვერ გახდება მისი კანონზომიერებების ახსნის გარანტი.

ხშირად განსჯა აღმოცენდება გაურკვევლობის შემთხვევაში, როდესაც რთულია განისაზღვროს არჩევანის შედეგი და ასეთ გადაწყვეტილებებს ეხმარება ემოცია (Naqvi, 2006), რომელსაც უმნიშვნელოვანესი როლი ეკისრება აქტში, ყურადღებაში, მესხიერებასა და სხვა კოგნიტურ პროცესებში (Damasio, 1996). პაციენტებში დაზიანებული პრეფრონტალური ქერქით გამოვლენილია ემოციების კრიტიკული მნიშვნელობა გადაწყვეტილების მიღებაში (Churchland, 1996; Velásquez, 1998).

ცხოველთა კოგნიტური პროცესების კვლევის შედეგებმა საშუალება მისცა ნეიროფსიქოლოგებს დაეწყოთ ადამიანის აზროვნების წინაველური საწყისების აქტიური ძიება. ამ მხრივ საინტერესოა ცხოველთა ელემენტარული განსჯითი ქცევების კვლევა. მკვლევართა შორის ეჭვს არ იწვევს ზოგიერთი სახეობის ცხოველში განსჯითი ქცევის უნარის არსებობა. დღეისათვის ნეიროეთოლოგებსა და სოცბიოლოგებს ცხოველთა განსჯითი ქცევის უნარის დამადასტურებელი არც თუ ისე მრავალრიცხოვანი ექსპერიმენტული ფაქტი აქვთ დადგენილი. ვირთაგათა განსჯით ქცევებზე გამოქვეყნებული ერთ-ერთი პირველი ნაშრომი ეკუთვნის მაიერს (Maier, 1929) რომელიც მოგვიანებით გაანალიზებულია დემბოვსკისა (Дембовский, 1958) და მენინგის (Меннинг, 1982) მიერ. შეხედულება განსჯით ქცევებზე გამოთქმული აქვთ ბერიტაშვილს (Бериташвили 1966) და კრუშინსკის (Крушинский 1986). პრობლემის ირგვლივ ბოლო წლებში გამოქვეყნებული შრომები

(Зорина, Полетаева, 2002; Леонтьев 2006; Cook, 1993; Balabanyan,1999; Beckers et al,2006; Blaisdell, et al, 2006; Foote,Crystal, 2007) ამდიდრებენ ჩვენს შეხედულებას ვირთაგვათა განსჯით ქცევაზე. საკითხის კვლევაში განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ექსპერიმენტის ვალიდურობა. ამ ფაქტორის გათვალისწინებით ჩვენ რაოდენობრივად შევისწავლეთ ვირთაგვათა განსჯითი უნარი და შევეცადეთ სტატისტიკური ანალიზით გამოგვევლინა, თუ რა გავლენას ახდენს იგი ცხოველის მიერ განხორციელებულ ქცევაზე.

ვირთაგვებს ელემენტარული განსჯის უნარი გააჩნიათ, რომელიც კარგად მუდგანდება T-მაგვარ ლაბირინთში პირდაპირი დაყოვნებული რეაქციების მოდიფიცირებული მეთოდით ტესტირებისას.

დაყოვნებამდე და დაყოვნების შემდეგ გადაწყვეტილების მიღებამდე ვირთაგვათა განსჯითი ქცევა ერთნაირად ვლინდება, ცხოველი ჩერდება და იწყებს თავის ხანმოკლე მოძრაობას, რის შემდეგაც ასრულებს მოძრაობას მიზნის მისაღწევად.

განსჯითი ქცევის შემდეგ ვირთაგვები უმეტეს შემთხვევაში მათთვის სწორ გადაწყვეტილებებს იღებენ, რაც გარემოსთან ადაპტაციის საფუძველია.

ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში განსჯითი ქცევა ინტაქტურ და ახალ-ქერქდაზიანებულებთან შედარებით დაბალი სიხშირით ვლინდება. მათ აგრეთვე დაბალი აქვთ განსჯის შემდეგ სწორ სვლათა სიხშირეც.

ცოცხალ ორგანიზმებს მრავალფეროვან გარემო პირობებში უხდებათ არსებობა და მათთან შეგუება. ცხოველთა სხეულის საფარველი კომპლექსურ წარმონაქმნს წარმოადგენს, რომელიც საკმაოდ მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ორგანიზმთა შეგუებულობის უზრუნველყოფაში, კანი ხშირად აღჭურვილია ისეთი დანამატებით, როგორცაა საცეცები, ეკლები, თმა რომლებიც ძირითადად დამცველობით და საიზოლაციო ფუნქციას ასრულებენ. რიგ სახეობებში სხეულის ზედაპირის ცვლილება მასკირების, გარეგნობის გალამაზების ანდა სასიგნალო ფუნქციის მატარებელია. ის მრავალფეროვანი ქცევითი რეპერტუარი, რომელიც სხეულის ზედაპირისადმი მიმართებაში ხორციელდება, შეიძლება რამდენიმე მიზეზით იყოს განპირობებული: 1. კანის დანამატების მოწესრიგებით. 2. უცხო ობიექტების, ჭუჭყის, ტალახის და პარაზიტების მოშორებით. 3. ზოგიერთი ნივთიერების გამოყენებით, მაგ. ცხიმის წასმით. 4. კანის სენსორული სტიმულაციით. ყველა შემთხვევაში მიღებული ეფექტები იმ ადაპტაციურ უპირატესობად გვევლინებიან, რომელთათვისაც აღნიშნული ქცევა, მათი მოტორული კოორდინაცია და მოტივაციური მექანიზმები შეიძლება ზემოთქმულიდან გამომდინარე, გამოვლენილი ქცევა იწოდება გრუმინგად, ფხანად, წმენდად, გასუფთავებად მტვრისაგან, ჭუჭყისაგან ანდა პირის ბანად. მაგრამ ხშირ შემთხვევაში სხეულის ზედაპირის დასუფთავება ისეთ სიტუაციაში ვლინდება, რომელიც ცხოველის წმენდასთან არ არის დაკავშირებული. ამიტომაც ცვლიან, რომ მოცემულ ქცევებს სრულიად განსხვავებული ფუნქციური დატვირთვა შეიძლება გააჩნდეთ.

საკუთარი სხეულის აქტიური დასუფთავება ნიშნავს, რომ გარემოს სხვა ფაქტორები მოცემულ კონტექსტში ნაკლებად არსებითია. სხეულის წმენდის ქცევის მეორე შესაძლო ფუნქცია ყურადღების შემცირება უნდა იყოს და ბოლოს, საკუთარი სხეულისადმი მიმართული წმენდითი ქცევა, რომელიც სპეციფიკური სიტუაციის დამახასიათებელი ნიშანია, ინდივიდის მოტივაციური მდგომარეობის პარტნიორისადმი შეთანადების ფაქტორად უნდა გვევლინებოდეს. ამიტომაც აღნიშნული ქცევა სოციალურ ურთიერთობათა რეგულაციის როლსაც ასრულებს. პრიმატებზე ჩატარებული უახლოესი გამოკვლევები ცხადყოფენ ასეთი ქცევის სოციალურ ფუნქციას და საფუძველს უქმნიან შესაბამისი ეთოლოგიური

ფაქტორების ახსნას. როცა სხეულის დასუფთავების ქცევის ნეირობიოლოგია სტრესის მექანიზმთა ნეირობიოლოგიასთან ჯერდება.

გრუმინგების მორფოფიზიოლოგია ფეხსახსრიანების სახეობასპეციფიკური და ტაქსონომიური იდენტიფიკაციის საშუალებას იძლევა. გრუმინგების ფუნქცია არც მწერებში შემოიფარგლება სხეულის სისუფთავის უზრუნველყოფით. გამოვლენილია კორელაცია საცეცების გრუმინგებსა და საკვებში შაქრის კონცენტრაციას შორის, რაც სოციალური სიგნალის ფუნქციას უნდა ასრულებდეს. ალოგრუმინგებს ტერმიტებში არშიყის როლი აკისრია და მათი ხანგრძლივობა ფეხსახსრიანების ინდივიდუალურობით განისაზღვრება. ფრინველები, განსაკუთრებით წყლის სახეობები, გრუმინგებს საკმაოდ დიდ დროს უთმობენ, რაც მათი საარსებო გარემოთი არის განპირობებული. გარდა ამისა სხეულის დასუფთავება ფრინველებში შეიძლება გადანაცვლებულ აქტივობად, ევოლუციურად ჩამოყალიბებული კომუნიკაციური ფუნქციის მქონე ქცევად მოგვევლინოს. რაც შეეხება ძუძუმწოვრებს, ისინი სხეულის დასუფთავების საკმაოდ მრავალფეროვან ქცევებს ავლენენ, რომლებიც წმენდის გარდა თერმორეგულაციის, ქემოკომუნიკაციის ფუნქციას ასრულებენ.

გრუმინგი, როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ზოგჯერ ისეთ სიტუაციაში აღმოცენდება, რომელიც ბეწვის წმენდასთან არ არის დაკავშირებული და ხშირად მის გადანაცვლებულ აქტივობად მიიხსენიან. რამოდენიმე სიტყვით შევეხოთ გადანაცვლებულ აქტივობასაც, რომლის აღმოცენებისათვისაც როუელის (Rowell C.H. P. 1961) აზრით 3 ძირითადი პირობაა აუცილებელი:

1. უნდა არსებობდეს წონასწორული მდგომარეობა ორ კონკურენტულ სპეციფიკურ მდგომარეობას შორის.
2. ასეთი წონასწორობა უნდა გრძელდებოდეს დიდხანს.
3. აუცილებელია ადეკვატური გამლიზიანების არსებობა, რომელიც ნორმალურ, არაგადანაცვლებულ ქცევას იწვევს.

აქტივობის გადანაცვლება ხასიათდება აშკარა შეუსაბამობით ქცევასა და მის სარეალიზაციო სიტუაციას შორის. მარგარეტ ბასტოკის (Bastock M., Moynihan M. 1953) აზრით, გადანაცვლებული აქტივობა შეიძლება აღმოცენდეს არა მარტო კონფლიქტურ სიტუაციაში, არამედ მაშინაც, როდესაც განსაზღვრული მიზეზები ხელს უშლიან ცხოველის ნორმალური აქტივობის გამოვლინებას. მისი აზრით ნებისმიერი აქტივობის საწყის სტადიაში თავის ტვინის შესაბამის ცენტრებში აღმოცენდება მოსალოდნელი სტიმულების კოპიო, რომელთა დადასტურების არსებობა იწვევს ნერვული ენერჯის აკუმულირებას, რაც თავის მხრივ გადანაცვლებულ აქტივობას განაპირობებს. მაკფარლენდის (Мак-Фарленд. 1988) აზრით ყურადღება ქცევის შედეგებით რეგულირდება. ცხოველი დასწავლისას გებულობს, თუ რა შედეგი შეიძლება მოჰყვეს არსებული სიტუაციას და ვარაუდი კოპიოს სახით დარდება ქცევის შედეგს. სტაბილურ გარემოში მოლოდინი მართლდება, მაგრამ თუკი გარკვეული მიზეზების გამო ხდება ქცევის ცვლილება, ცხოველს მოცემულ მომენტში ქცევის მარეგულირებელი სტიმულებიდან ყურადღება სხვა ფაქტორებზე გადააქვს. ქცევის ცვლილების მიზეზი შეიძლება იყოს როგორც ფიზიკური წინააღმდეგობა მისი რეალიზაციის ხარჯზე, ისე კონფლიქტი სხვა მოტივაციურ სისტემასთან ანდა მოლოდინის გაუმართლებლობა. ყველა აღნიშნული სიტუაცია გადანაცვლებულ აქტივობას იწვევს, რაც მართალია ტიპურ ქცევას წარმოადგენს, მაგრამ ყოველთვის ხანმოკლეა.

გადანაცვლებული აქტივობის ცნება პირველად შემოტანილ იქნა ედვარდ არმსტრონგის (Armstrong, 1947), ნიკო ტინბერგენისა და იან ვან იერსელის (Tinbergen, Van Iersel, 1947) მიერ. ტინბერგენი აღნიშნავს, რომ გადანაცვლებული აქტივობა გარეგნული გამოხატულებით ცხოველთა სახეობასპეციფიკურ ქცევას

გვაგონებს, მაგრამ აბსოლუტურად შეუსაბამოა მოსალოდნელ კონტექსტთან. კორტლანდისა (Kortland, 1940) და ტინბერგენის (Tinbergen, 1940) აზრით გადანაცვლებული აქტივობა ალოქტონურ ქცევას წარმოადგენს, რომელიც სხვა ქცევისათვის განკუთვნილ ენერჯიას იყენებს. ტინბერგენმა შეამჩნია, რომ გადანაცვლებული ქცევა ვლინდება მაშინ, როცა სახეზეა გადაჭარბებული მოტივაცია, რომლის ნორმალური გზით დაკმაყოფილების შესაძლებლობა ბლოკირებულია. ასეთ მახლოკირებულ ფაქტორად ტინბერგენი ორ მაქსიმალურად გააქტივებულ მოტივაციათა შორის კონფლიქტს თვლიდა. „საოცარია, რომ გადანაცვლებული აქტივობა ხშირად ვლინდება ისეთ სიტუაციაში, როცა თავდაცვითი რეაქციებისა და განრიდების ქცევათა სპეციფიური ენერჯიები თანადროულადაა გააქტივებული. ასეთ დროს გადანაცვლებული აქტივობა წარმოადგენს ე.წ. გამოსავალს ორ ენერჯიას შორის, რადგანაც ისინი ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად ვერ განიმუხტებიან მათი შესაბამისი მოტორული კომპლექსების ანტაგონისტურობის გამო“- წერდა იგი. ტინბერგენის თეორია, რომ გადანაცვლებული აქტივობა ნერვული ენერჯიის გასაცემად მიმართული ქცევაა, ალბათ უფრო ინტუიციურია. ვან იერსელისა და ბოლის აზრით წონასწორობა ორ კონფლიქტურ სპეციფიკურ ენერჯიას შორის აქვეითებს მათ შემაკავებელ ზემოქმედებას მესამე ენერგეტიკულ კერაზე. ეს თეორია ცნობილია დეზინჰიბირების თეორიის სახელწოდებით (Sevenster, 1961) და ზემოთაღნიშნული კლასიკური თეორიისაგან განსხვავებით გადანაცვლებული აქტივობის გამოვლენისათვის მოტივაციის არსებობის აუცილებლობას მიიჩნევს (Rowell, 1961. Sevenster, 1961) და გადანაცვლებულ აქტივობას ავტოქტონურ და არა ალოქტონურ ქცევად თვლის.

გადანაცვლებული გრუმინგების ზედაპირული და დაუსრულებელი ხასიათი ნათლად მეტყველებს მისი სხეულის დასუფთავებისაგან განსხვავებულ ფუნქციაზე და ცხოველთა გაურკვეველობისა თუ მოტივაციური გაორების გამოხატულებას წარმოადგენს. ლაურელმა და კოჰენმა (Lawler, Cohen, 1988) აღწერეს გრუმინგები, როგორც ოპერანტიული განპირობების დამატებითი ქცევა და ივარაუდეს, რომ ისინი განმტკიცების გეგმის შეწყვეტის გამო გამოწვეული სტრესის შემცირების ფუნქციას ასრულებენ (Miller, 1936. Carli et al. 1965).

აუტოგრუმინგი საკუთარი სხეულის დასუფთავების ქცევას წარმოადგენს, მაშინ როცა ალოგრუმინგი პარტნიორის სხეულის წმენდას გულისხმობს. გრუმინგების ასეთი დიფერენცირება არსებით მნიშვნელობას იძენს აღნიშნული ქცევის ბიოლოგიურ როლზე მსჯელობისას.

აუტოგრუმინგები აღირიცხება ექსპერიმენტის მსვლელობისას ახალი გამღიზიანებლის ზემოქმედებისას (Miller, Stevenson, 1936. Carli et al. 1965. Jolles, Rompa-Barendregt, Gispén, 1979), „მოლოდინის სტრესისას“ (Stone, 1978), დიფერენცირების გამომუშავებისას, რთულ ექსტრაპოლაციურ ამოცანათა შესრულებისას (Семиохина, Плескачева, 1989). იმ ნაშრომთა რიცხვი, რომლებიც გრუმინგების აღმოცენების მექანიზმებს ეხება, საკმარისად მცირეა. გრუმინგების ძირითადი მახასიათებლების (ექსპერიმენტში მათი გამოვლინების დრო, ხანგრძლივობა, რეაქციათა ოპტიმალური განხორციელება და მათი ურთიერთქმედება სხვა ქცევებთან) შესახებ მონაცემთა სიმწირე თანამედროვე ნეიროქიმიურ კვლევათა შედეგების ინტერპრეტაციისა და არასპეციფიკური გრუმინგების აღმოცენების მექანიზმების სრულყოფილი ანალიზის შესაძლებლობებს ზღუდავს, თუმცა ასეთი კვლევები მეტად საინტერესოდ გვესახება.

აუტოგრუმინგები ვირთავებში სხვადასხვა სახის ქცევათა: სოციალური კონტაქტების (Meyerson, Hoglund, 1981), სექსუალური (Meyerson, Hoglund, 1981) და

კვლევითი აქტივობის (Houglund, Meyerson, 1982) დასრულებისას ვლინდება და ხშირად წინ უსწრებს ძილს (Jolles et all, 1979). ლაბორატორიულ პირობებში ვირთაგვები სიფხიზლის პერიოდის 25-40% გრუმინგებს ანდომებენ და მათი ხვედრითი წილი საერთო ქცევებში მეტწილად დღის ძილის წინ და შემდგომ პერიოდში იზრდება (Lankrijer, Nijssen, 1982).

ექსტრაპოლაციურ ამოცანათა შესრულებისას აღმოცენებული გრუმინგები ყოველთვის წინ უსწრებენ რეაქციის შესრულებაზე უარს. ისინი სერიულად აღმოცენდებიან დიდი ლატენტური პერიოდითა და ხანგრძლივობით. ლატენტური პერიოდის გაზრდა გრუმინგებისა და გარინდების კონკურენციით უნდა იყოს განპირობებული, რაც აღწერილია სხვა ავტორთა შრომებშიც (Doyle, Yole, 1959. Fentresse, 1973). უნდა აღინიშნოს გრუმინგების დროში დაგვიანებული აღმოცენება გარინდების რეაქციათა შემცირებისას უფრო მეტად მშიშარა ინდივიდებისათვის არის დამახასიათებელი. რიგ მკვლევართა აზრით (Cohen, Price, 1979. Fentresse, 1973. Gispén, Isaacson, 1981) გრუმინგები წარმოადგენენ საშუალო ძალის გამღიზიანებელზე საპასუხო რეაქციას, რადგანაც გამღიზიანებლის მოქმედების გაძლიერებისას გრუმინგები მცირდება და ისინი სხვა ქცევებით იცვლება. ამ შემთხვევაშიც სავარაუდოა არასპეციფიკური გრუმინგების მანორმალუზებული გავლენა ცხოველთა მდგომარეობაზე, რაც შემდგომ კვლევას საჭიროებს.

არსებობს კავშირი ღია ველში გრუმინგების ინტენსივობასა და ექსტრაპოლაციურ ამოცანათა შესრულებას შორის (Плескачева, 1985). ხშირი უარი ამოცანათა შესრულებისას, „პარადოქსული“ ქცევა დამახასიათებელი აღმოჩნდა იმ ვირთაგვებისათვის, რომლებიც ღია ველში ხანგრძლივი გრუმინგებითა და მაღალი ვერტიკალურ-ჰორიზონტალური აქტივობით გამოირჩეოდნენ. როგორც ჩანს, მაღალემოციურ ცხოველთათვის მეტად არის დამახასიათებელი თვითრეგულაციური რეაქციები, რომლებიც ინტენსიურ გრუმინგებში გამოიხატება და გადანაცვლებულ აქტივობას წარმოადგენს, რომელიც ჭარბი ენერჯის გამოთავისუფლებისა და ცნს-ის გადატვირთვისაგან დაცვას ემსახურება.

გრუმინგების ონტოგენეზის შესახებ არსებული მონაცემები (Лепехина, Воскресенский, 1991) ცხადყოფენ, რომ გრუმინგების პირისბანითი ელემენტები სიცოცხლის მე-4 დღეს ვლინდება, ფხანითი ელემენტები მე-15 დღეს, დაბერტყვითი ელემენტები – მე-16 დღეს, ლოკვა მე-12 დღეს, ხოლო ბეწვის კენა – მე-16-17 დღეს. გრუმინგების ყველა ელემენტი ვირთაგვებში დაბადებიდან 16-17 დღეში ყალიბდება.

კაპიუშონიან ვირთაგვებზე ჩატარებულმა დაკვირვებამ საცხოვრებელ გალიაში უცნობ მოზარდ ვირთაგვათა ჩასმის შემდეგ გამოავლინა სქესზე დამოკიდებული განსხვავება აუტოგრუმინგებში. მოზრდილ რეზიდენტ მამრ ვირთაგვებს აღენიშნებათ უფრო ხშირი აუტოგრუმინგები მდედრებთან შედარებით ეს უკანასკნელნი გალიაში უფრო აქტიურად გადაადგილდებოდნენ (Thor, 1988).

ალოგრუმინგების სოციალური ფუნქციის შესახებ პირველი მონაცემები ვატსონს ეკუთვნის (Watson, 1997). მისი აზრით გრუმინგები სოციალური კავშირების განახლების, განმტკიცებისა და გაძლიერების ფუნქციას ასრულებენ (Goosen, 1987). არსებობს უდავო კავშირი გრუმინგების გამოვლინებასა და სოციალური სტრუქტურების ფორმირებას შორის მთელ რიგ სახეობებში, განსაკუთრებით პრიმატებში (Goosen, 1981), ბაბუინებსა (Boese, 1974) და ლანგურებში (Mc Kenna, 1978). ალოგრუმინგები აღმოცენდება სხვადასხვა სახეობის ინდივიდთა შორისაც (Peters, Nogge, 1986). ძლიერი ინტენსივობის გრუმინგები აღირიცხება დედასა და ნაშიერს (Oki, Maeda, 1983), მონათესავე ინდივიდებს შორის. მამრები გრუმინგებს ძირითადად პოტენციალურ სექსუალურ პარტნიორთან ახორციელებენ მაშინ, როცა მდედრები ალოგრუმინგებს მსგავსი სტატუსის მდედრებთან სოციალური კავშირის

გამყარებისათვის იყენებენ. პრიმატებში ზრდასრული მდედრები უფრო მეტ ალოგრუმიზმს ავლენენ ვიდრე მამრები და ჯგუფის ახალგაზრდა წევრები (Dunbar, 1989), თუმცა მამრი შიმპანზეები ისეთივე ხანგრძლივობით ახორციელებენ გრუმინგებს, როგორც მდედრები (Simpson, 1973). მდედრების გრუმინგი მამრების მხრიდან დამოკიდებულია ჰორმონალურ სტატუსზე. მამრები არამონათესავე მდედრებთან გრუმინგებს ძირითადად ფერტილურ, გამრავლების პერიოდში მიმართავენ.

ამრიგად, გრუმინგები შეიძლება აღმოცენდეს სამი ძირითადად ერთმანეთთან დაკავშირებულ კონტექსტში:

1. გრუმინგები – როგორც პირდაპირი რეაქცია პერიფერიული სტიმულისადმი.
2. გრუმინგები – როგორც გადანაცვლებული აქტივობა მოტივაციური კონფლიქტისას.
3. გრუმინგი – როგორც გამოღვიძების, აქტივაციისა და სტრესის თანამდევი ქცევა.

გრუმინგების საფუძვლიანი ანალიზი საშუალებას მოგვცემს შეიქმნას მოდელი, თუ როგორ განსაზღვრავს და აკონტროლებს თავის ტვინი ორგანიზმის ქცევას და როგორ ხდება ზოგიერთ ქცევათა ფუნქციური როლის განვითარება სახეობათა შორის, რაც მჭიდროდ დააკავშირებს ეთოლოგიურ და ნეირობიოლოგიურ მიდგომებს, შეაჯერებს მათ ნეიროფიზიოლოგიური ანალიზით მიღებულ შედეგებთან და ნათელ წარმოდგენას შეგვიქმნის გრუმინგების ბუნებაზე.

როგორც მეექვსე თავის მეთოდოლოგიაში აღვნიშნეთ, ღია ველში გრუმინგების რეგისტრაცია მოხდა დიფერენცირებულად მოკლე და გრძელად, რამაც საშუალება მოგვცა ცალ-ცალკე გვესჯელა მათი აღმოცენების პირობებზე.

ექსპერიმენტალურად დადგენილია, რომ გრუმინგებს გარდა კანის წმენდის ძირითადი ფუნქციისა გააჩნია სხვა დანიშნულებაც. ეს ქცევა მობილიზებას უკეთებს ორგანიზმის არასპეციფიურ დამცველობით მექანიზმებს, რომლებიც იქმნება გადაჭარბებული აგზნებადობით – გარემოს ზეგავლენით. ამიტომ თანამედროვე ეთოლოგები გრუმინგებს სრულიად მართებულად განიხილავენ გადატანილ ქცევად და გამოთქვამენ მოსაზრებას, რომ იგი კავშირშია თავის ტვინის შემაკავებელი მექანიზმების აქტიურობასთან.

თუ ჩვენს მიერ ღია ველში ჩატარებული ტესტირების შედეგებს გავაანალიზებთ და გავითვალისწინებთ ლიტერატურაში არსებულ მონაცემებს, შეიძლება ვთქვათ, რომ მოკლე და გრძელი გრუმინგი ვლინდება როგორც დადებითი ასევე უარყოფითი ემოციური მდგომარეობისას. გრძელი გრუმინგი ვლინდება დადებით ემოციურ მდგომარეობაში უფრო ხშირად ვიდრე უარყოფითში – შიშის განცდისას. მოკლე გრუმინგი ხშირად ვლინდება შიშის – დაძაბულობის დროს.

მეხსიერების კვლევისას გამოყენებული იყო დაყოვნებული რეაქციების ტესტირების მეთოდი, რომელიც მოკლევადიანი მეხსიერების ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი მეთოდია. ექსპერიმენტი T-მაგვარ ლაბორინტში ჩატარდა პირდაპირი დაყოვნებული რეაქციის მოდიფიცირებული მეთოდით (Stamateli, Tsagareli, 2003). ცხოველებს საკვები ეძლეოდათ ჩვენს მიერ შემუშავებული დროით-სივრცული პროგრამის მიხედვით, სხვადასხვა საკვებურში თითოეული სინჯისათვის განსაზღვრული დაყოვნებითა და სინჯთაშორისი ინტერვალების ხანგრძლივობით.

თითოეული სინჯი ორი ფაზისაგან შედგება. პირველი – დაყოვნებამდელი ქცევა, რომლის დროსაც ცხოველს საშუალება ეძლევა ექსპერიმენტატორის ჩარევის გარეშე იმოძრაოს საკვებურებს შორის. დაყოვნებამდელ ქცევაში აუცილებელია ერთ-ერთი საკვებურიდან საკვების მიღება, რისთვისაც დასაშვებია

მიმართულების კორექცია. ყველა განხორციელებული რეაქცია იწერებოდა ცდის სტანდარტულ ოქმში. ოქმში ციფრი 1 აღნიშნავს, რომ ვირთაგვა თვითონ ახორციელებს მოქმედებას 5 წამის განმავლობაში, ციფრი 0 – ექსპერიმენტატორი ერევა ცდაში. საკვებურის შერჩევისას ციფრი 1 აღნიშნავს, რომ ცხოველი სწორად მიდის იქ, სადაც ადრე ჭამა, ხოლო ციფრი 0 – დაუშვა შეცდომა.. ვიღებთ ნულებისა და ერთების თანამიმდევრობას, რაც საშუალებას გვაძლევს დავახასიათოთ ცხოველთა ქცევები და დავადგინოთ დასწავლის ალგორითმი. ციფრების 0 და 1 თანამიმდევრობა ასახავს საკვების მოპოვების ქცევის ალგორითმს. არსებობს ორი სახის ალგორითმი: ქაოტური და ოპტიმალური. თუკი ქაოტური ალგორითმისას ცხოველი საკვებს მოიპოვებს შემთხვევით, ოპტიმალური ალგორითმის შემთხვევაში ის ირჩევს სწორ სტრატეგიას და შეუცდომლად პოულობს საკვების ადგილმდებარეობას სივრცეში.

ცდისას აღირიცხებოდა განსჯითი ქცევები, რომელიც მხოლოდ ლაბირინთის გასაყართან სრულდებოდა და რაოდენობრივად აღვრიცხავდით მათი თანამდევნი სწორი მიმართულების არჩევის სიხშირეები.

ოპტიმალური ალგორითმის მეხსიერება განიხილება არა როგორც იზოლირებული ფუნქცია, არამედ როგორც ცხოველის ტვინში გარემოს ასახვის პროცესების ნაწილი, ასეთ პროცესებს უწოდებენ კოგნიტურს. ამის ერთერთ დამაჯერებელ ილუსტრაციად შეიძლება დავასახელოთ ზემოთ აღწერილ ექსპერიმენტში გამოვლენილი ცხოველთა განსჯითი ქცევები.

ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში ინტაქტურებთან შედარებით ოპტიმალური ალგორითმის ფორმირება გაძნელებულია. ინტაქტურებში დორსალური ჰიპოკამპის დაზიანების შემდეგ ოპტიმალური ალგორითმის გამომუშავება შესუსტებულია. საჭიროა ერთი ტიპის ცდების მრავალჯერადი გამეორება, მაგრამ ინტაქტური ცხოველის დონეს მაინც ვერ აღწევს.

ჰიპოკამპდაზიანებულ ვირთაგვებს არ შეუძლიათ საკვების მოპოვების ოპტიმალური ალგორითმის გამომუშავებული დონის ამადლება. როგორც ჩანს მათ ერღვევათ ოპერატიული სამუშაო მეხსიერება.

ჰიპოკამპდაზიანებული ცხოველები ექსპერიმენტს მეტ აქტიურ დროს ანდომებენ ვიდრე ინტაქტური და ახალქერქდაზიანებული ცხოველები.

ექსპერიმენტატორი უფრო ხშირად ერევა ჰიპოკამპდაზიანებული ცხოველების ქცევებში ვიდრე ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებულ ცხოველებისაში.

ჰიპოკამპდაზიანებული ცხოველების დაყოვნების მაქსიმუმი უფრო დაბალია ვიდრე ინტაქტური და ახალქერქდაზიანებული ცხოველების.

დორსალური ჰიპოკამპი ორმხრივი დაზიანება გავლენას ახდენს ახალი ინფორმაციის გადამუშავებაზე.

დორსალური ჰიპოკამპი აქტიურ მონაწილეობას იღებს ხანმოკლე მეხსიერების მექანიზმში. ინტაქტურ ვირთაგვებში ინფორმაციის კოგნიტური აღქმის საფუძველზე შექმნილი მოკლევადიანი მეხსიერება ინახება უფრო დიდხანს, ვიდრე ინფორმაციის პასიური აღქმისას.

დორსალური ჰიპოკამპის დაზიანება არ მოქმედებს ინფორმაციის ხანგრძლივ შენახვაზე.

მოვახდინეთ ცხოველთა დაჯგუფება ასიმეტრიულობის მიხედვით ყოველგვარი დამატებითი ტესტების გარეშე, ნეირობიოლოგიის ლაბორატორიაში შემუშავებული მოძრაობითი ასიმეტრიულობის რაოდენობრივი შეფასების არაპირდაპირი მეთოდით (Цагарели и др. 1988). მოძრაობითი ასიმეტრიულობის გათვალისწინებით ცხოველებს გაუავტომატეთ საკვებმოპოვებითი ქცევა სპეციალურ კაბინაში. დასწავლის კრიტერიუმზე გასულ ცხოველებში შევისწავლეთ ფიქსირებული განწყობის ფორმირება.

ექსპერიმენტული მასალის სტატისტიკური ანალიზი ცხადად გვაჩვენებს, რომ როგორც ადამიანებში, ასევე ცხოველებშიც განწყობა წარმართავს ქცევას. თეთრ ვირთაგვათა ფიქსირებული განწყობის ჩამოყალიბებაში აქტიურ როლს თამაშობს ჰიპოკამპი. ამ სტრუქტურების დორსალურ ნაწილში დაზიანება იწვევს განწყობის ინტენსივობის დაქვეითებას.

დიდი ალბათობით შეგვიძლია ვივარაუდოთ, რომ განწყობა პირდაპირ კავშირშია კვალურ პროცესებთან, რომლებიც ასტიმულირებენ თავის ტვინის ფუნქციურ სისტემებს და ახორციელებენ ქცევით აქტებს.

ცხოველთა ფორმირებული განწყობა გავლენას არ ახდენს გამომუშავებული მესხიერების აღწარმოებაზე.

ვირთაგვათა ფიქსირებული განწყობა გრადუალური ბუნებისაა. მისი სიმძლავრე დამოკიდებულია მოსამზადებელი ფაზის სიდიდეზე.

როგორც ცნობილია, ჰიპოკამპი მონაწილეობს დასწავლისა და მესხიერების ფორმირებისა და აღწარმოების პროცესებში (Eichenbaum, Fortin, 2005; Henke et al, 2003; Longden, 2005). ჰიპოკამპის დაზიანებისას აღინიშნება როგორც სივრცითი, ისე არასივრცითი მესხიერების დეფიციტი (Ferbinteanu et al, 2003), ვლინდება სივრცითი სამუშაო და რეფერენტული მესხიერების გაუარესება (Kesner, 2000; Gilbert, 2002). ჰიპოკამპის დაზიანებისას ასევე ირღვევა ხატისმიერი მესხიერება (Whishaw, 1998). ჰიპოკამპური მექანიზმები ასევე დაკავშირებულია სენსომოტორულ პროცესებთან (Vinogradova, 2001), რომელთა დარღვევა გავლენას ახდენს მესხიერების პროცესებზე.

პუბლიკაციათა სიუხვის მიუხედავად ქცევებსა და გადაწყვეტილების მიღების პროცესში ჰიპოკამპის მონაწილეობა და მისი შესაძლო ფუნქციური როლი არ არის დადგენილი. აქტუალურია ასეთი ქცევების ნეიროფსიქოლოგიური შესწავლა ცხოველებში, რათა აღიწეროს ინფორმაციის რეპრეზენტაციის მექანიზმები ჰიპოკამპისა და მასთან ასოცირებული ქერქული უბნების დაზიანების პირობებში.

აქტიური თავდაცვის ქცევის გამომუშავების და გამომუშავებული ქცევის შენახვაში დორსალური ჰიპოკამპის დაზიანების გავლენის ექსპერიმენტული შედეგების ანალიზი საშუალებას გვაძლევს გავაკეთოთ ასეთი დასკვნები:

დორსალური ჰიპოკამპი უფრო აქტიურ როლს თამაშობს ახალი ინფორმაციის გადამუშავებაში ვიდრე გადამუშავებული ინფორმაციის აღწარმოებაში.

დორსალური ჰიპოკამპის როლი უფრო ძლიერად მუდავნდება რთულად აღსაქმელი ინფორმაციის გადამუშავებაში ვიდრე მარტივისა.

ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში მარტივ და რთულ გარემოში შიშის ემოციური მდგომარეობა მტკივნეული გამღიზიანებლის მოქმედების შემდეგ ერთნაირად არის გამოვლენილი.

ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში შიშის ემოციური მდგომარეობა ინტაქტურთან შედარებით გაძლიერებულია. ასეთი სურათი უფრო გამოკვეთილია ინფორმაციის გადამუშავების პროცესში, ვიდრე გამომუშავებული ინფორმაციის აღწარმოებაში.

მტკივნეული გაღიზიანების შედეგად გაქცევის და არიდების დასწავლა ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში ინტაქტურთან შედარებით დაქვეითებულია. დასწავლა მიმდინარეობს ნელა, გრძელდება 14 დღე. მომდევნო დღეებში ექსპერიმენტის დამთავრებამდე ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში გაქცევისა და არიდების ქცევების დინამიკა არ განსხვავდება ინტაქტური ცხოველებისაგან.

დასკვნები

1. ვირთაგვებში დორსალური ჰიპოკამპი უფრო აქტიურ როლს თამაშობს ახალი ინფორმაციის გადამუშავებაში ვიდრე გადამუშავებული ინფორმაციის აღწარმოებაში. ჰიპოკამპის როლი უფრო ძლიერად მუდგანდება რთულად აღსაქმელი ინფორმაციის გადამუშავებაში ვიდრე მარტივისა.
2. ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში შიშის ემოციური მდგომარეობა ინტაქტურთან შედარებით გაძლიერებულია. ასეთი სურათი უფრო გამოკვეთილია ინფორმაციის გადამუშავების პროცესში ვიდრე გადამუშავებული ინფორმაციის აღწარმოებაში.
მტკივნეული გაღიზიანების შედეგად გაქცევის და არიდების დასწავლა ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში ინტაქტურთან შედარებით დაქვეითებულია. დასწავლა მიმდინარეობს ნელა. ინტაქტური ცხოველები დასწავლის კრიტერიუმს აღწევენ მეცხრე დღეს, ჰიპოკამპდაზიანებულები კი მეთოთხმეტე. მომდევნო დღეებში ექსპერიმენტის დამთავრებამდე ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში გაქცევისა და არიდების ქცევის დინამიკა არ განსხვავდება ინტაქტური ცხოველებისაგან.
3. ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში ინტაქტურებთან შედარებით ოპტიმალური ალგორითმის ფორმირება გაძნელებულია. ინტაქტურებში დორსალური ჰიპოკამპის დაზიანების შემდეგ ოპტიმალური ალგორითმის გამომუშავება შესუსტებულია. საჭიროა ერთი ტიპის ცდების მრავალჯერადი გამეორება, მაგრამ ინტაქტური ცხოველის დონეს მაინც ვერ აღწევს.
ჰიპოკამპდაზიანებულ ვირთაგვებს არ შეუძლიათ საკვების მოპოვების ოპტიმალური ალგორითმის გამომუშავებული დონის ამაღლება. როგორც ჩანს, მათ ერღვევათ ოპერატიული სამუშაო მეხსიერება.
4. დორსალური ჰიპოკამპი აქტიურ მონაწილეობას იღებს ხანმოკლე მეხსიერების მექანიზმში. მისი დაზიანება არ მოქმედებს ინფორმაციის ხანგრძლივ შენახვაზე. ინტაქტურ ვირთაგვებში ინფორმაციის კოგნიტური აღქმის საფუძველზე შექმნილი მოკლევადიანი მეხსიერება ინახება უფრო დიდხანს, ვიდრე ინფორმაციის პასიური აღქმისას.
5. ექსპერიმენტული მასალის სტატისტიკური ანალიზი ცხადად გვიჩვენებს, რომ როგორც ადამიანებში, ასევე ცხოველებშიც განწყობა წარმართავს ქცევას. თეთრ ვირთაგვათა ფიქსირებული განწყობის ჩამოყალიბებაში აქტიურ როლს თამაშობს ჰიპოკამპი. ამ სტრუქტურის დორსალურ ნაწილში დაზიანება იწვევს განწყობის ინტენსივობის დაქვეითებას.
ფორმირებული განწყობა გავლენას არ ახდენს გამომუშავებული მეხსიერების აღწარმოებაზე. ვირთაგვათა ფიქსირებული განწყობა გრადუალური ბუნებისაა. მისი სიმძლავრე დამოკიდებულია მოსამზადებელი ფაზის სიდიდეზე.
6. ვირთაგვებს ელემენტარული განსჯის უნარი გააჩნიათ. ცხოველი ჩერდება და იწყებს თავის ხანმოკლე მოძრაობას, რის შემდეგაც ასრულებს მოძრაობას მიზნის მისაღწევად.
განსჯითი ქცევის შემდეგ ვირთაგვები უმეტეს შემთხვევაში მათთვის სწორ გადაწყვეტილებებს იღებენ, რაც გარემოსთან ადაპტაციის საფუძველია. ჰიპოკამპდაზიანებულ ცხოველებში განსჯითი ქცევა ინტაქტურ და ახალქერქდაზიანებულებთან შედარებით დაბალი სიხშირით ვლინდება. მათ აგრეთვე დაბალი აქვთ განსჯის შემდეგ სწორ სვლათა სიხშირეც.

7. მოკლე და გრძელი გრუმინგები ვლინდება დადებით და უარყოფით ემოციურ მდგომარეობაში. მოკლე უფრო ხშირად ვლინდება შიშის ემოციურ პირობებში, გრძელი კი დადებით – ცნობისმოყვარეობის პირობებში.

გამოყენებული ლიტერატურა

1. ა. სტამატელი, ნ. არჩვაძე, ს. ცაგარელი. თეთრი ვირთაგვების განსჯითი ქცევის სტატისტიკური ანალიზი. “მეცნიერება და ტექნოლოგიები”. №4-6, თბილისი, გვ. 72-83. 2007.
2. Баруга-Рид, Элементы теории марковских цепей. М. «Наука», 1997.
3. Белокрыницкий В.С. Нейронные связи некоторых областей неокортекса с гиппокампом. Автореф. канд. дисерт., Киев, 1970.
4. Бериташвили И.С. Об образной психонервной деятельности животных. Изд-во АН СССР, 1966.
5. Бериташвили И.С. Рассудочная психонервная деятельность животных. В книге Бакурадзе А. Н., Гугушвили Л. Н., Нанеишвили Т. Л., Бериташвили И.С. «Отсроченное поведение и рассудочная деятельность низших обезьян». Изд-во «Мецниереба». Тбилиси, 1981.
6. Вавилова Н.М. Влияние повреждения гиппокампа на следовые двигательные рефлексы у собак разного возраста. Ж. высш. нервн. деят. 24, 720, 1974.
7. Виноградова О. С. Гиппокамп и память. Изд-во «Наука». М. 1975.
8. Дембовский Ян. Психология животных. Изд-во «ИЛ» М. 1959.
9. Зорина З. А., Полетаева И.И. Зоопсихология: Элементарное мышление животных. Изд-во «Аспект Пресс». М. 2002.
10. Ипекчян Н.М. Эфферентные связи гиппокампа с новой корой. Ж. Невропатол. и психиатр., 61, 3: 439-443, 1971.
11. Казаков В.Н., Маевская Н.В., Кравцов П.А. и др. Анализ участия гиппокампа в поведении. Журн. Высш. Нерв. Деят. 28, №6, 676-683, 1982.
12. Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. Изд-во Московского университета. 1986.
13. Корели А.Г. Гиппокамп и эмоции. «Мецниереба». Тбилиси. 11-12, 1989.
14. Леонтьев В. О. К вопросу о способности крыс к рассудочной деятельности. «Нейронауки». 5(7)-2006.
15. Леонтович Т.А. К проблеме эмоций. Успехи совр. биол.65, 1, 34-65, 1968.
16. Лепехина Л. М., Воскресенский В. О. Графическая регистрация груминга и его параметры в онтогенезе крыс. Бюлет. Экспер. Биол. и Медиц. М. Медицина. №10. 1991
17. Мак-Фарленд. Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. Мир, Москва. 343-353. 1988
18. Менинг О. Поведение животных. Вводный курс. Изд-во «ИЛ» М. 1982.
19. Меринг Т. А. Влияние разрушения гиппокампа на условнорефлекторную деятельность животных. Ж. высш. нервн. деят. 20, 219, 1970.
20. Нуцубидзе М.А. О роли обонятельного мозга в замыкании временных нервных связей. 20 Совещ. по пробл. высш. нервн. деят. М-Л., 180. 1963.
21. Нуцубидзе М.А. Эмоциональная и замыкательная функция лимбической системы. Тбилиси, «Мецниереба». 1969.
22. Ониани Т.Н., Унгиадзе А.А., Абзианидзе Е. В. О гипоталамо-гиппокампальных взаимоотношениях. Нейрофизиология, 3, 497, 1970.
23. Полетаева И.И. Роль некоторых подкорковых структур в генерации ритма напряжения электроэнцефалограммы кролика. Биол. Науки, №12,3, 1968.
24. Плескачева М. Г. Зависимость решения экстраполяционной задачи у крыс от параметров открытого поля. Журн. ВВД т. 35, вып. 2, 367-369. 1985
25. Похомова А.С., Акопян Э. В. Источники прямых афферентов рострального полюса поля СА₃ дорсального гиппокампа крысы. Нейрофизиология. 4, 1986.

26. Семиохина А. Ф., Плескачева М. Г. Неспецифический груминг у крыс при решении экстраполяционных задач. Журн. ВНД т. 39, вып.2, 284-291, 1989
27. Титов С. Н., Каменский А.А. Роль ориентировочного и оборонительного компонента в поведении белых крыс в условиях открытого поля. Журн ВНД т. 34, вып. 5, 661-665. 1980
28. Узнадзе Д.Н. Экспериментальные основы психологии установки. В кн. Экспериментальные исследования психологии установки. Тбилиси. 1958.
29. Унгиадзе А.А. О некоторых функциях и электрической активности гиппокампа. Авторефер. на соиск. уч. степ. канд. мед.н., Тбилиси, 1970.
30. Филимонов И. Н. Сравнительная анатомия коры большого мозга млекопитающих. Палеокортекс, архикортекс, промежуточная кора. М., «Медицина», 1949.
31. Хамилтон. Основы анатомии лимбической системы крысы. Изд-во МГУ., 71-78, 113-120, 1984.
32. Хегенхан Б., Олсон М. Теории научения, ПИТЕР, 2004
33. Цагарели С.Н. О стандартизации метода проведения опытов и оценки результатов по отсроченным реакциям. Изд-во АН ГССР. т. №2, с.189. 1981.
34. Цагарели С.Н. Методика оценки отсроченных реакций многими параметрами. Журнал ВНД, Москва, т. XXXV, Вып. 5, ст. 991, 1985.
35. Цагарели С. Н, Дрессен-Мурванидзе Н.В., Георгадзе Э.Р., Окуджава В.М. Методика оценки двигательной асимметрии в условиях свободного поведения крыс. Журнал ВНД. т. 38, вып. 6. ст. 1171-1173. 1988 г.
36. Allen, C. "Animal cognition and animal minds." In *Philosophy and the Sciences of the Mind: Pittsburgh-Konstanz Series in the Philosophy and History of Science* vol. 4. ed. P.1997.
37. Ambrogio Lorenzini C., Baldi E., Bucherelli B., Sacchetti B., Tassoni G. Role of dorsal hippocampus in aquisition, consolidation and retrieval of rats passive avoidance response: a tetrodotoxin functional inactivation study. *Brain Res.* 730, 32-39. 1996.
38. Ambrogio Lorenzini C., Baldi E., Bucherelli B., Sacchetti B., Tassoni G. Role of ventral hippocampus in aquisition, consolidation and retrieval of rats passive avoidance response memory trace. *Brain Res.* 768, 242-248. 1997.
39. Andersen P., Eccles J.C., Loyning J. Location of postsynaptic inhibitori synapses on hippocampal pyramids. – *J. Neurophysiol.* 27, 592, 1964.
40. Angevine J. B. Time of neuron origin in the hippocampal region. An autoradiographic study in the mouse. – *Exptl Neurol., Suppl.*, p.2, 1965.
41. Archvadze N. Tsagareli N. Correlation analysis of behavioral parameters during passive avoidance formation. *Bulletin of TISMI.* In Press. N9, pp.14-19, 2005.
42. Armstrong E. A. *Bird display and behavior.* London: Lindsay Drummond. 1947
43. Balabanyan K. Элементарная рассудочная деятельность. http://people.umass.edu/balab/personal/krushinskiy._1999.pdf
44. Bannerman DM., Grubb M., Deacon R.M.J., Yee B.K., Feldon J., Rawlins J.N.P. Ventral hippocampal lesions affect anxiety but not spatial learning. *Behavioral Brain Research*, 139, 197-213. 2003.
45. Barnes C.A., Mc Naughton B.L. An Age comparison of the rats of acquisition and forgotten of spatial information in relation to long-term enhancement of hippocampal synapses. *Behav. Neurosci.* 99: 1040-1048. 1989.
46. Bast T., Zhag W.-N., Feldon J. The ventral hippocampus and fear conditioning in rats: different anterograde amnesias of fear after tetrodotoxin inactivation and infusion of the GABA_A agonist muscimol. *Exp. Brain Res.* 139, 39-52. 2001.
47. Bastock M., Moynihan M. Some comments on conflict and thwarting in animals. *Behaviour.* 6: 66-84. 1953

48. Beckers T., Miller RR., De Houwer J., Urushihara K. Reasoning rats: forward blocking in Pavlovian animal conditioning is sensitive to constraints of causal inference. *J. Exp. Psychol Gen.* 135(1): 92-102,2006.
49. Bekoff M, Allen C, Burghardt GM. *The cognitive animal: empirical and theoretical perspectives on animal cognition.* MIT Press, Cambridge, MA.2002
50. Bermudez J.L. Animal reasoning and proto-logic. In: Hurley S, Nudds M (eds) *Rational animals?* Oxford University Press, Oxford, pp 127–137.2006.
51. Blackstad T. W., Brink K., Hem J., Jeune B. Distribution of hippocampal mossy fibers in the rat. An experimental study with silver impregnation methods *J.Compar. Neurol.* 138, 433. 1970.
52. Blaisdell A. P., Sawa K., Leising K. J., Waldmann M. R. Causal Reasoning in Rats. *Science* vol. 311. 2006.
53. Boese G. K. Social behaviour and ecological consideration of West African babbons (*Papio Papion*). In: *Socio-Ecological Psychology of Primates*; edited by Tuttle R. H. The Hague: Mouton. 205-230. 1974
54. Buerger A. A. Effects of preoperative training on relearning a successive discrimination by cats with hippocampal lesions. *J. Compar and physiol. psychol.*, 72, 462, 1970.
55. Bures J., Buresova O. Reversible lesions allow reinterpretation of system level studies of brain mechanisms of behavior, *Concepts. Neurosci.* 1,69–89, 1990.
56. Cajal R. *Studies on the cerebral cortex (limbic structures).* London, Lloyd Lake, 1955.
57. Candland D. K., Nary Z. M. The open field some comparative data. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, v. 159, 831, 1969.
58. Carli G., Armengol V., Zanchetti A. Broun Stem-limbic connections and the electrographic aspects of deep sleep in the cat. *Arch. ital. biol.*, 103,725,1965
59. Churchland, P.S. Feeling Reasons. In: Damasio, A., et al. Eds. *Neurobiology of Decision-Making.* Berlin: Springer-Verlag. 1996.
60. Clayton, N.S., Bussey, T.J., and Dickinson, A. Can animals recall the past and plan for the future? *Nat. Rev. Neurosci.*4, 685–691.2003.
61. Cohen, N. and Eichenbaum, H. *Memory, amnesia, and the hippocampal system.* The MIT press, Cambridge, Massachusetts. 1993.
62. Cohen J. A., Price E. O. Grooming in the Norway rat: Displacement activity or „boundary shift“? *Behav. Neural Biol.*, 26:177-188. 1979.
63. Cook R.G. The experimental analysis of cognition. *Psychological Science*, v. 4(3), 1993
64. Damasio A.R., Yves C., Damasio H. *Neurobiology of Decision-Making.* Springer-Verlag New York, LLC. 1996
65. De Hoz L, Knox J, Morris RG. Longitudinal axis of the hippocampus: both septal and temporal poles of the hippocampus support water maze spatial learning depending on the training protocol. *Hippocampus*: 13(5):587-603. 2003
66. Doyle G., Yole E. P. Grooming activities and freezing behaviour in relation to emotionality in albino rats. *Anim. Behav.* v.7 #1, 18-22. 1959.
67. Dunbar R. I. M. Social systems as a optional strategy sets: the costs and benefits of sociolity. In: *Comparative socioecology*; edited by Stander V. and Foley R. Oxford, UK: Blackwell. 131-149. 1989
68. Eichenbaum H., Fortin N. Bridging the Gap Between Brain and Behavior: Cognitive and Neural Mechanisms of episodic Memory. *Journal of Experimental Analysis of Behavior.* 84, 619-629, #3. 2005.
69. Ekersdorf B., Gralewicz S., Banaszkiwicz A. Avoidance response after lesions of dorsal hippocampus in cats. – *Acta physiol. Polon.* 24, 315, 1973.
70. Elliot S. G. The fascia dentata. *Anat. Anz.*, 12, 119, 1896.

71. Ferbintanu J., Shapiro M. Prospective and retrospective coding in the hippocampus. *Neuron*, 40(6):1227-39. 2003.
72. Fentress I. C. Specific and nonspecific factors in the causation of behaviour. *Perspectives in ethology*, N. Y. L. Plenum Press, 155-224, 1973
73. Frank M., Rudy J., O'Reilly R. Transitivity, flexibility, conjunctive representations, and the hippocampus: II. A computational analysis. *Hippocampus*, 13, 341-354. 2003.
74. Foote A.L., Crystal J.D. Metacognition in the Rat. *Current Biology*, 17, pp. 551-555.2007
75. Fortin, N., Agster, K., and Eichenbaum, H. Critical role of the hippocampus in memory for sequences of events. *Nature Neuroscience*, 5(5):458-62, 2002..
76. Gambarian L.S., Koval I. N., Garibian A.A., Sarkisian T. S. Conditioned motor reflex in rats with damage to the hippocampus. *Experientia. Brain Res.* 15, 1972.
77. Gaskin S., Tremblay A., Mumby D. G. Retrograde and Anterograde Object Recognition in Rats With Hippocampal Lesions. *Hippocampus*, 13:962-969, 2003.
78. Gilbert, P. E., & Kesner, R. P. Memory for objects and their locations: The role of the hippocampus in retention of object-place associations. *Neurobiology of Learning and Memory. Behavioral Neuroscience*, 116, 63-71. 2002.
79. Gispen W. H., Isaacson R. L. ACTH - induced excessive grooming in the rat. *Pharmacol. Therap.* v.12, #1, p. 209-246. 1981
80. Good Mark; Honey, R. C. Dissociable effects of selective lesions to hippocampal subsystems on exploratory behavior, contextual learning, and spatial learning. *Behavioral Neuroscience*. 111(3) 487-493, 1997.
81. Goosen C. Social grooming in primates. In: *Comparative Primate Biology: Behaviour, cognition and motivation*; edited by G. Mitchell and Erwin J. New York: Liss, v.2, 107-131. 1987
82. Goosen C. On the function of allogrooming in Old-World monkeys. In: *Primata Behaviour and Sociobiology*; edited by Chirelli A. B. and Corrucini R. S. Berlin: Springer, 110-120. 1981
83. Green J.D., Maxwell D.S., Petscha H. Hippocampal electrical activity. III. Unitary events and genesis of slow wave. *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 13, 854, 1961.
84. Gudden H. Klinische und anatomische Beiträge zur Kenntnis der multiplen Alkoholneuritis nebst Bemerkungen über die Regenerationsvorgänge im peripheren Nervensystem. *Arch. Psychiatr. Nervenkn.* 28, 643, 1896.
85. Gupta A. S., Van der Meer M., Touretzky D. S., Redish A.D. Hippocampal Replay Is Not a Simple Function of Experience. *Neuron* 65, 695-705. Elsevier Inc. 2010.
86. Henke K., Treyer V., Eva Turi Nagy, Kneifel S., Dursteler M., Roger M. Nitsch, Alfred Buckb Active hippocampus during nonconscious memories *Consciousness and Cognition* 12: 31-48, 2003.
87. Heyes CM, Huber L The evolution of cognition. MIT Press, Cambridge, MA.2000
88. Houghlund A. U., Meyerson B. J. Effect of lysine-vasopressin in an exploratory behaviour test situation. *Physiol. Behav.* 29:198-193, 1982
89. Hurley S, Nudds M. Rational animals? Oxford University Press, Oxford. 2006
90. Insausti R., Trinidad H.M., Witter M.P. Entorhinal cortex of the rat: Cytoarchitectonic Subdivision and the origin and distribution of cortical efferents. *Hippocampus*, 7:146-183, 1987.
91. Iwata K., Snider R. Cerebello-hippocampal influence on the electroencephalogram. *The EEG Journ.*, 11, 439-445, 1959.
92. Jerrard L. E. What does the hippocampus really do? *Behavioral Brain Research*. 71, 1-10. 1995.
93. Jolles I., Rompa-Barendregt I., Gispen W. H. Novelty and grooming behaviour in the rat. *Behav. Neural. Biol.* 25:563-572, 1979

94. Kaada B.R., Rasmussen E., Kveim O. Effects of hippocampal lesions on maze-learning and retention in rats. *Exp. neurol.*, 34,333-355. 1961.
95. Kennerley S.W. et al. Optimal decision making and the anterior cingulate cortex. *Nature Neuroscience* 9, 940 – 947.2006
96. Kesner, R. P. Behavioral analysis of the contribution of the hippocampus and parietal cortex to the processing of information: Interactions and dissociations. *Hippocampus*, 10, 483–490. 2000.
97. Kimple D.P., Jordan W.P., Bremiller R. Further evidence for latent learning in hippocampal-lesioned rats. *Physiol and Behav.* 29, #3, 401-407. 1982.
98. Kiyota Y., Miyamoto M., Nagaoka A. Relationship between brain damage and memory impairment in rats exposed to transient forebrain ischemia. *Brain res.* 538, 295-302. 1991.
99. Kluver H., Bucy P.C. Preliminary analysis of functions of the temporal lobes in monkeys. *Arch. Neurol. Psychiatr.*, 42, 979-1000. 1939.
100. Kortland A. Wechselwirkung zwischen instinkten. *Arch. Neerl. Zool.* 4: 442-520. 1940
101. Lankrijer J. A. M., Nijssen A. Lichhaamsoppervlakte verzorging (LOV) van de laboratorium rat gedurende het etmaal. *Reverz. Ber.* 38:1-13, 1982
102. Lawler C. P., Cohen P. S. Paw grooming induced by intermittent positive reinforcement in rats. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 525: 417-419, 1988
103. Lee I., Kesner R. P. Differential Contributions of Dorsal Hippocampal Subregions to Memory Acquisition and Retrieval in Contextual Fear-Conditioning. *Hippocampus*, 14:301–310, 2004.
104. Longden K. Constraining the function of CA1 in associative memory models of the hippocampus, University of Edinburgh, 2005;
105. Lorente de No. Studies on the structure of the cerebral cortex. II. Continuation of the study of the Ammonic system. *J. Physiol. Neurol.* 46, 113-117. 1934.
106. Maier N.R. Reasoning in white rats. *Comp. Psychol. Monographs.* v.6, pp.1-93, 1929.
107. Maren S., Aharonov G., Fanselow M.S. Neurotoxic lesions of the dorsal hippocampus and Pavlovian fear conditioning in rats. *Behav. Brain Res.* 88, 261-274, 1997.
108. Mc Kenna J.J. Biosocial function of grooming behaviour among the common indian langur monkeys (*Presbytis Entellus*). *Am. J. Phys. Antropol.* 48:503-510. 1978
109. Means L., Leander J., Isaacson R. The effects of hippocampectomy on alternation behavior and response to novelty. *Physiol. a. Behav.* 6, 1, 17-22. 1971.
110. Meyerson B. J., Hoglund A. U. Exploratory behaviour and socio-sexual behaviour in the male laboratory rat: a methodological approach for the investigation of drug action. *Acta Pharmacol. Toxicol.*, 48:168-180, 1981
111. Miller N.E., Stevenson S. S. Agitated behavior of rats during experimental extinction and a curve of spontaneous recovery. *J. Compar. Psychol.*, v.21, #2, 225-231, 1936.
112. Milner B. Visual recognition and recall after right temporal lobe excision in man. *Neurophysiol.*, 6, 3, 191-209, 1968.
113. Naqvi N., Shiv B., Bechara A. The Role of Emotion in Decision Making: A Cognitive Neuroscience Perspective. *Current Directions in Psychological Science* 15 (5) , 260–264. 2006
114. Nauta W.J. Some neural pathways related to the limbic system. In: E.R. Ramey, D.S. O'Doherty (Eds). *Electrical studies on the unanesthetized brain*: New York, P.B. Hoeber, inc, I, 1969.
115. Oki J., Maeda Y. Grooming as a regulation of behaviour in Japanese macaques. In: *Behavioral Regulation of Behaviour in Primates*; edited by Carpenter C. R. Lewisburg, PA: Bucknell University Press. 149-163. 1983
116. Papez J. W. A proposed mechanism of emotion. *Arch. neurol. psychiatr.*, 38, 725-748, 1937.
117. Paxinos G., Watson C. *The rat brain in stereotaxic coordinates.* 3rd ed. San Diego, CA: Academic Press, 1997.

118. Penfield W., Milner B. Memory deficit produced by bilateral lesions in the hippocampal zone. *AMA Arch. Neurol. and Psychiatry*, 79, 475, 1958.
119. Penfield W., Jasper. Эпилепсия и функциональная анатомия головного мозга человека, М., ИЛ, 1958.
120. Peters G., Nogge G. Occasional field observation of interspecific grooming in African Cercopithecidae. *Z. Saeugctierk.* 51:60-62. 1986
121. Preston S.D. Effects of stress on decision making in the Merriam's kangaroo rat (*Dipodomys merriami*). Dissertation. University of California, Berkeley. 2001
122. Pribram K.H., The limbic system, efferent control of neural inhibition and behavior. *Progr. Brain Res.*, 27, 318, 1967.
123. Purpura D.P., Pappas G.D. Structural characteristics of neurons in the feline hippocampus during postnatal ontogenesis. – *Exptl Neurol.* 22, 379. 1968.
124. Richmond M.A., Yee B.K., Pouzet B., Veenman L., Rawlins J.N.P., Feldon J., Bannerman D.M. Dissociating context and space within the hippocampus effects of complete, dorsal and ventral excitotoxic lesion on conditioned freezing and spatial learning. *Behav. Neurosci.* 113:1189-1203. 1999.
125. Rowell C.H. P. Displacement grooming in the chaffinch. *Anim. Behav.* 9: 38-63, 1961
126. Roze M. Gyrus limbicus anterior und regio retrosplenialis. *J. Psychol. Neurol.*, 1928.
127. Sanders M. J., Wiltgen B. J., Fanselow M. S. The place of the hippocampus in fear conditioning. *European Journal of Pharmacology* 463, 217– 223, 2003.
128. Sanfey A. G. Decision Neuroscience: New Directions in Studies of Judgment and Decision Making. 2007
129. Sevenster P. A. Causal analysis of a displacement-activity. *Behaviour.* 9:1-170, 1961
130. Siegel A., Edinger H., Ohgami S. The topographical organization of the hippocampal projection to the septal area: A comparative neuroanatomical analysis in the gerbil, rat, rabbit and cat. *J. Compar. neurol.*, 157, 359, 1974.
131. Simpson M.J.A. The social grooming of male chimpanzees: a study of eleven freelifving male in the Gombe Stream National Park, Tanzania. In: *the Ecology and Behaviour of Primates*; edited by Crook I.H. and Michael R.P. New York: Academic. 411-502. 1973
132. Shneider R.C., Crosby E.C. Certain afferent cortical connections of the rhinencephalon. *Progr. Brain Res.*, 7, 29, 1967.
133. Spiegel E.A., Mille H.R., Oppenheimer M.J. Forebrain and rage erection. *J. Neurophysiol.*, 3, p.538. 1940.
134. Squire L. R. Mechanisms of memory. *Science.* 232 1612-1619, 1986.
135. Squire L. R. Zola-Morgan S. The medial temporal lobe memory system. *Science*, 253, 1380-1386. 1991.
136. Stamateli A., Gvajaia M., Archvadze N., Tsagareli S.. The study of the reasoning behaviour in different behavioral tasks. *Bulletin of TISMI.* #11, 2008 Sutherland R., McDonald R.J. Hippocampus, amygdala and memory deficits in rats. *Behavioral Brain Research*, 37, 1, pp. 57-59, 1990.
137. Stamateli A., Tsagareli S. Quantitative analysis of memory and learning by rats by means of direct testing. *Bulletin of TICMI*, vol. 7, pp. 21-24. Tbilisi, 2003.
138. Stone E. A. Possible grooming deficit in stressed rats. *Res. Commun. Psychol. Psychiatry Behav.*, 3:109-115, 1978
139. Talland G.A. *Derangement of Memory*, N.Y., Acad. Press, 1966.
140. Taupin P. *The Hippocampus – Neurotransmission and Plasticity in the Nervous System*. Nova Biomedical Books. NY. 2007.
141. Thor D. H., Harrison R. J., Schneider S. R., Car W. J. Sex differences in investigatory and grooming behaviors of laboratory rats (*Rattus Norvegicus*) following exposure to novelty. *J. Compar. Psychol.* v. 102, #32, 188-192. 1988

142. Tinbergen N. Die Übersprungbewegung. *Z. Tierpsychol.* 4 : 1-40, 1940
143. Tinbergen N., Van Iersel J. „Displacement reactions“ in the three-spined stickleback. *Behaviour*, 1, 56-63. 1947
144. Van Elzaker, M., O'Reilly, R. C., & Rudy, J.W. Transitivity, flexibility, conjunctive representations, and the hippocampus: I. An empirical analysis. *Hippocampus*, 13, 334-340. 2003.
145. Velásquez Juan D. When Robots Weep: Emotional Memories and Decision-Making. *AAAI-98 Proceedings*.1998
146. Vianna M.R., Igaz L.M., Coitinho A.S., Medina J.H., Izquierdo I. Memory extinction requires gene expression in rat hippocampus. *Neurobiology of Learning and Memory*, 79, 199-203,2003.
147. Vinogradova O. Hippocampus as comparator: Role of the two input and two output systems of the hippocampus in selection and registration of information. *Hippocampus*, 11(5):578-598. 2001.
148. Volpe B.T., Waczek B., Davis H.P/ Modified T-maze training demonstrates dissociated memory loss in rats with ischemic hippocampal injury. *Behav. Brain Res.* 27, #3, 259-268. 1988.
149. Watanabe S., Huber L. Animal logics: Decisions in the absence of human language. *Anim Cogn* 9:235–245, 2006
150. Watson J. B. Imitation in monkeys. *Psychol. Biol.* 5:169-178. 1997
151. Whishaw I.Q., Jerrard L. E. Similarities vs differences in place learning and circadian activity in rats after fimbria-fornix section or ibotenate removal of hippocampal cells. *Hippocampus*, 5, 595-604. 1995.
152. Whishaw I.Q. Place learning in hippocampal rats and the path integration hypothesis. *Neurosci Biobehav Rev* 22:209 –220. 1998
153. Wynne, C. Reinforcement accounts for transitive inference performance. *Animal Learning & Behavior*, 23, 207-217. 1995
154. Wynne, C. *Do Animals Think?* Princeton, NJ: Princeton University Press. 2004
155. Yamazaki Y., Logical and illogical behavior in animals. *Japanese Psychol. Research*, 46(3), pp.195-206. 2004
156. Zentall T. Imitation: definitions, evidence, and mechanisms. *Anim Cogn* 9, 2006
157. Zimmer J. Extended commissural and ipsilateral, projections in postnatally deentorhinated hippocampus and fascia dentata demonstrated in rats by silver impregnation. *Brain Res.*, 64, 293, 1973.
158. Zola-Morgan S., Squire L.R., Amaral D.G. Human amnesia and medial temporal region: Enduring memory impairment following a bilateral lesion limited to field CA₁ of the hippocampus. *J. Neurosci.* 6, 2959-2967, 1986.