

Л. С. ГАМБАРИАН, А. А. ГАРИБЯН

О РОЛИ ЛОБНО-ПАЛЛИДО-ГИППОКАМПАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В МЕХАНИЗМАХ АФФЕРЕНТНОГО СИНТЕЗА

В нейрофизиологии, как и во всей неврологии, уже давно утвердилось убеждение, что аналитические методы исследования, какими бы тонкими и совершенными они ни были, никогда не дадут возможность понять целостную деятельность мозга. И это закономерно, ибо как бы тщательно и детально ни проводилось исследование элементов, из которых построено здание, оно никогда не даст представления о его конструкции и архитектуре в целом. Этим и следует объяснить, что в своем непрерывном развитии наука о мозге не раз стремилась перекинуть мост между фактами, накопленными на путях аналитических исследований, и данными, полученными при изучении целостной деятельности мозга [16, 17, 28]. Ярким проявлением этой тенденции является формирование теории функциональной системы [2—5], стремящейся дать общий ключ к пониманию основных закономерностей и принципов работы мозга.

Теория функциональной системы предполагает, что в пространственно-временном континууме явлений целостная деятельность мозга проявляется в формировании центрального интегративного аппарата, обеспечивающего достижение определенного полезного для организма результата [2—5].

Узловым пунктом образования функциональной системы является афферентный синтез, т. е. интеграция всей той информации, которая необходима организму для принятия решения и осуществления наиболее адекватного в данных условиях поведенческого акта. И как указывает Анохин [2, 3], изучение этой стадии формирования функциональной системы является самой актуальной задачей нейрофизиологии.

Однако исследования, проводимые в указанном направлении, посвящены преимущественно физиологическим механизмам афферентного синтеза и мало затрагивают вопросы его анатомической основы. Между тем при изучении системной организации функций оказывается весьма важным определить, деятельностью каких анатомических образований осуществляется активный отбор и интеграция адекватной информации, необходимой для программирования всей последующей деятельности мозга.

Как известно, первые шаги в исследовании этого вопроса были сделаны Анохиным [1, 2] и его сотрудниками. В серии тщательно прове-

денных экспериментов Шумилина [21, 22] показала, что лобные доли являются теми образованиями, в которых интегрируется вся обрабатываемая информация в момент принятия решения. Разрушение лобных долей приводило к дезинтеграции сложных форм двигательного поведения, к невозможности правильной оценки и синтеза сенсорной информации. У животных появлялись стереотипные формы моторной активности, утратившие характер адаптивного поведения.

Последующие эксперименты и клинические наблюдения [6, 7, 12, 14, 15, 18, 19, 23, 24] подтвердили факт участия лобных долей в наиболее сложных и активных проявлениях мозговой деятельности, основанных на механизмах афферентного синтеза, прогнозирования и оценки результатов действия (аппарат акцептора действия).

Экспериментальные исследования, проведенные в нашей лаборатории [8—11, 13], позволили заключить, что лобные доли не являются единственными образованиями, участвующими в механизмах афферентного синтеза. К числу последних были отнесены также паллидум и гиппокамп.

При изучении натуральных и искусственных условных двигательных рефлексов различной сложности нами было установлено [9, 10], что последовательное билатеральное, но неполное разрушение паллидума приводит к временному исчезновению выработанных реакций. В процессе же последующей тренировки условные реакции восстанавливались, и животные в ответ на сигнал с прежней точностью нажимали лапой на педаль, открывая доступ к пище. В отличие от дооперационного периода, наблюдалось лишь замедление (в 2—3 раза) процесса осуществления заученных движений. В опытах, в которых эти же оперированные животные на один сигнал должны были подойти к правой кормушке и нажать на педаль, а на другой—к левой, наблюдались резкие нарушения мозговой деятельности. Это выражалось в том, что после двустороннего повреждения паллидума спустя 1,5 месяца животные только в 50% случаев правильно выбирали сторону подкрепления, а в конце третьего месяца—в 70% случаев (рис. 1). Последующая многомесячная тренировка не вносила каких-либо существенных изменений в реакцию выбора сторон пищевого подкрепления. В то же время сама двигательная реакция (нажим на педаль) осуществлялась с прежней точностью.

При тотальном разрушении паллидума обеих сторон не представлялось возможным восстановить ранее образованные и выработать новые искусственные условные рефлексы [10].

В опытах с разрушением гиппокампа [9, 11, 13] также было обнаружено, что операция мало сказывается на несложных формах условно-рефлекторной деятельности. Что же касается реакции выбора сторон подкрепления, то и в этом случае наблюдались такие же нарушения, какие имели место при повреждении паллидума. Гиппокампотомия приводила к появлению большого числа ошибок в реакции выбора сторон подкрепления (рис. 2). Однако соматомоторная реакция не претерпевала изменений [11, 13].

Следует отметить, что при проведении опытов с выбором сторон подкрепления принимались все меры предосторожности, чтобы животные не могли по каким-либо дополнительным внешним признакам оп-



Рис. 1.

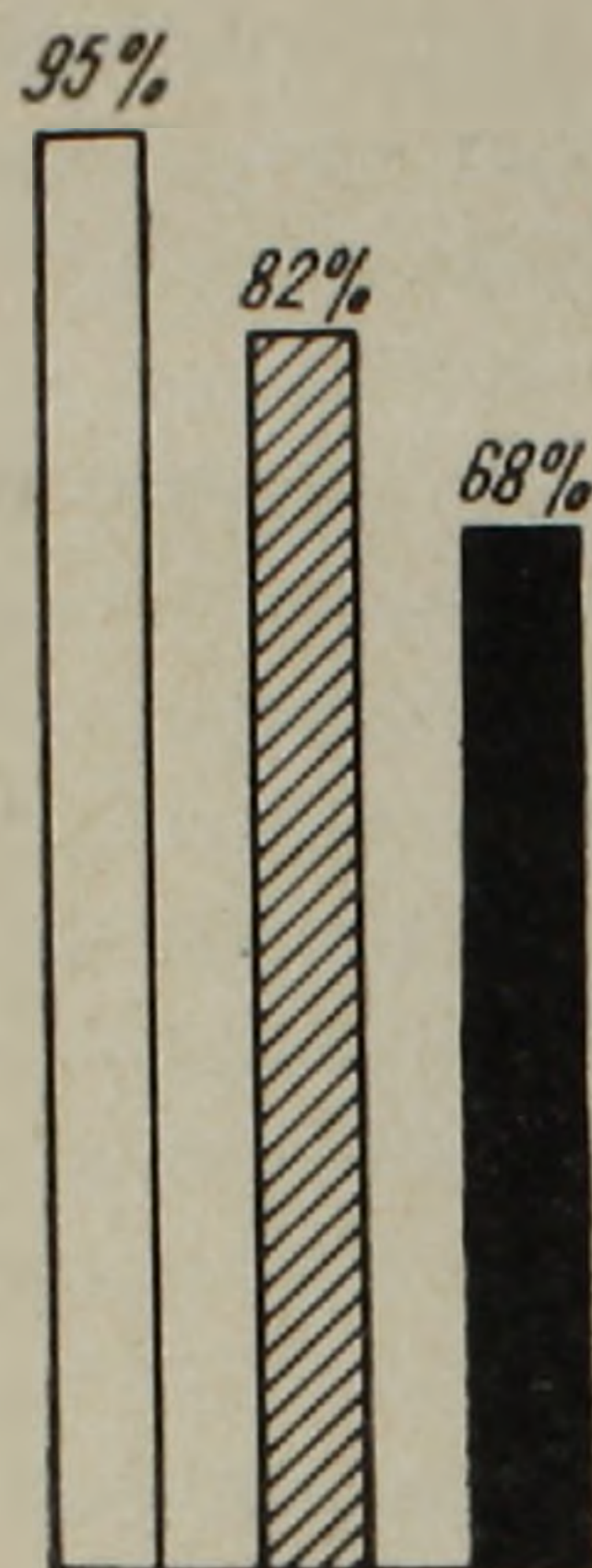


Рис. 2.

Рис. 1. Реакция правильного выбора сторон подкрепления при повреждении паллидума (средние данные). Белый столбик—до операции, заштрихованный столбик—через 1,5 месяца после билатерального неполного разрушения паллидума, черный столбик—через 2,5 месяца после операции [10].

Рис. 2. Правильный выбор сторон подкрепления при разрушении гиппокампа (средние данные). Белый столбик—до операции, заштрихованный столбик—после одностороннего повреждения гиппокампа, черный столбик—после двустороннего повреждения гиппокампа [11].

ределить, действует ли условный сигнал, связанный с левой или правой кормушками. С этой целью условные раздражители помещались вне камеры и находились на одинаковом расстоянии от обеих кормушек. Сигналы подавались с неопределенной последовательностью и частотой. Все это создавало такие условия, при которых животные постоянно должны были определять, дан ли сигнал для левой кормушки или для правой. Правильное решение могло быть осуществлено только путем сопоставления информации, полученной от пускового условного сигнала, экспериментальной обстановки и аппарата памяти. И как показывают опыты, повреждение как паллидума, так и гиппокампа приводило к нарушению симультанной интеграции сенсорных возбуждений в стадии афферентного синтеза. Следствием этого являлось появление большого числа ошибок в выборе сторон подкрепления. Необходимо отметить, что повреждение гиппокампа приводило также к заметному удлинению (в 1,5—2 раза) латентных периодов условных реакций и, что весьма существенно, к растормаживанию дифференцировок [11]. Эти два факта, как нам кажется, служат дополнительным аргументом в пользу того,

что при разрушении гиппокампа страдает процесс афферентного синтеза. Как известно, в школе Павлова [17] принято считать, что удлинение латентного периода условной реакции является показателем усиления выработанного или внутреннего торможения. Однако, как показывают наши опыты [11], наряду с удлинением латентного периода у тех же гиппокампотомированных животных наблюдается и растормаживание дифференцировок. Иными словами, мы сталкиваемся с таким явлением, когда по одному показателю (латентный период) имеет место понижение корковой активности и усиление внутреннего торможения, а по другому показателю (дифференцировка), наоборот,— ослабление коркового выработанного торможения и доминирование возбуждения. Поскольку это так, то становится очевидным, что объяснить эти данные в классических понятиях коркового возбуждения и торможения не представляется возможным. И кажется более правдоподобным допустить, что *величина латентного периода отражает не только и не столько условное торможение, сколько длительность процесса активного отбора, сопоставления и интеграции сенсорной информации, необходимой для осуществления адекватной поведенческой реакции.* Иначе говоря, мы допускаем, что величина латентного периода у оперированных животных показывает удлинение процесса афферентного синтеза, подготавливающего все его последующее поведение. О том, что мозг в период удлинения латенции находится в активном состоянии, что в нем доминируют процессы возбуждения, говорит факт растормаживания дифференцировки.

Если наши рассуждения верны, если паллидум и гиппокамп принимают активное участие в селекции и интеграции адекватной информации, то можно ожидать, что в процессе формирования функциональной системы того или иного поведенческого акта эти структуры должны активироваться раньше, чем будут включены в деятельность центральные и периферические исполнительные аппараты.

Электрофизиологические данные подтверждают высказанное предположение. В хронических экспериментах на кошках (опыты И. Коваль) удалось показать, что в ответ на условное раздражение сначала наблюдается изменение электрической активности гиппокампа, а затем появляется сама двигательная реакция (рис. 3). Данные подобного характера были получены также в опытах на обезьянах при регистрации клеточной активности паллидума с помощью микроэлектродной техники [29]. И здесь до появления ответной поведенческой реакции условный раздражитель вызывал «опережающее» изменение активности нейронов паллидума (рис. 4).

Таким образом, можно с определенной уверенностью сказать, что *паллидум и гиппокамп вместе с лобными долями составляют единую корково-подкорковую систему (рис. 5), деятельностью которой осуществляются высшие интегративные функции мозга в стадии афферентного синтеза.*

О том, что эти анатомические образования могут находиться в тес-

ных функциональных взаимоотношениях, говорят также многие электрофизиологические данные. На бодрствующих кошках с хронически вживленными электродами в нашей лаборатории было показано (опыты Д. Ростомяна и др.), что при электростимуляции гиппокампа в пал-

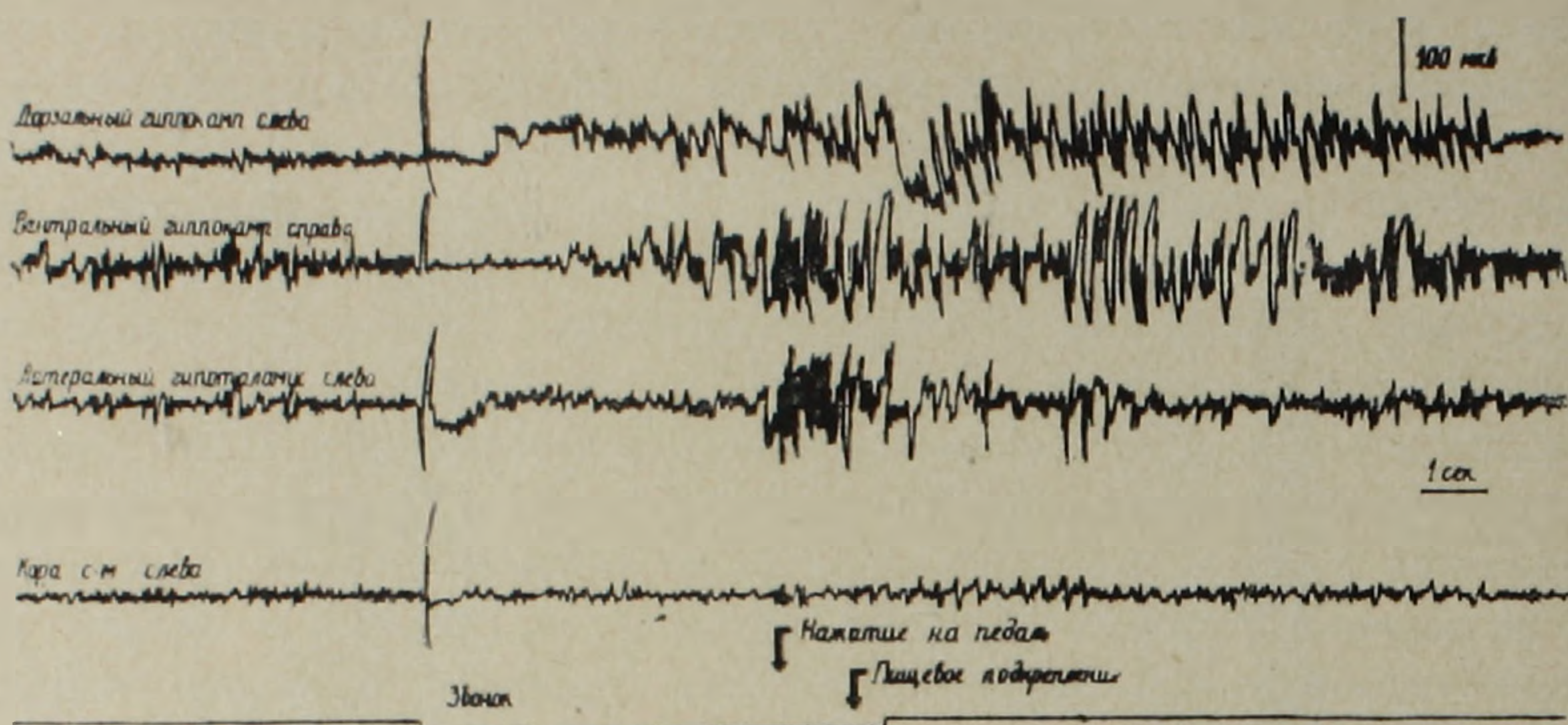


Рис. 3. Изменения в ЭЭГ при действии положительного условного раздражителя. Видно, что до появления условно-рефлекторной двигательной реакции (первая стрелка снизу) в дорзальном и вентральном гиппокампе (верхние две записи) наблюдается десинхронизация, переходящая в низкочастотную, высокоамплитудную активность.

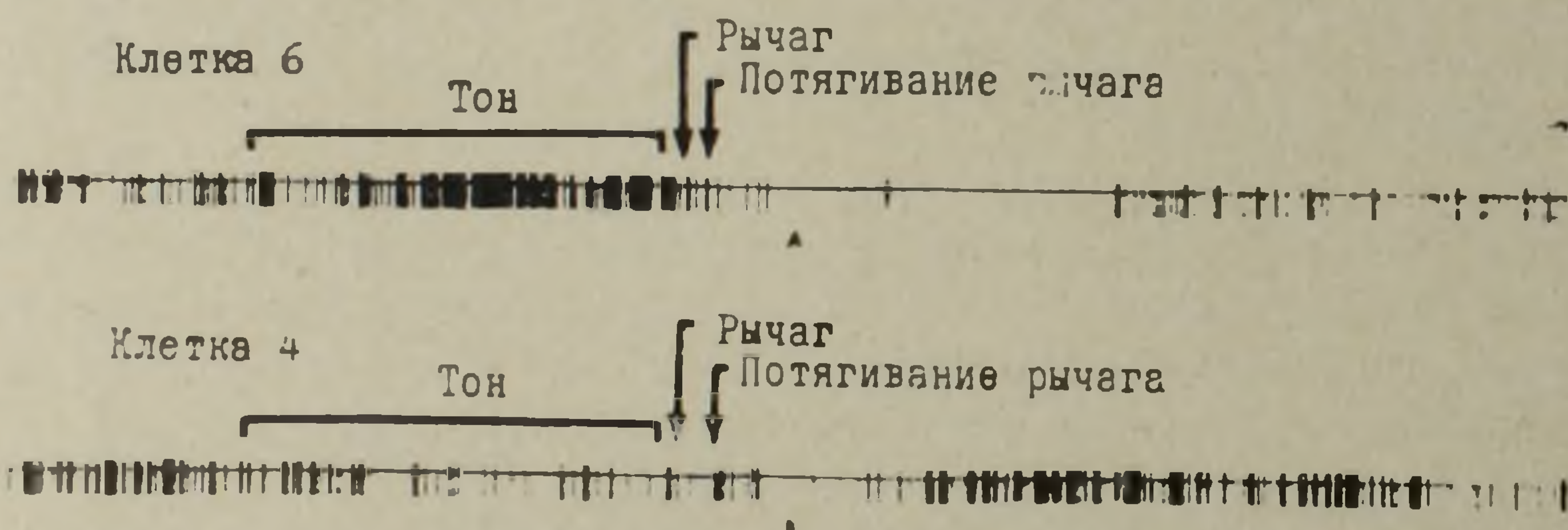


Рис. 4. Запись активности двух различных клеток паллидума обезьяны во время действия условного сигнала (тона). Показано, что при действии условного сигнала до появления ответной двигательной реакции наблюдается изменение активности клеток паллидума. В одном случае (А) клетка постепенно повышает свою активность, в другом (В)—понижает [29].

лидуме регистрируются четкие положительно-негативные ответы (рис. 6а), а при раздражении паллидума вызванные потенциалы появляются в гиппокампе (рис. 6б). В работе Казарда и Бюзер [25] раздражение гиппокампа (как в острых, так и в хронических экспериментах) приводило к облегчению ответов, вызванных в лобной коре на периферическое сенсорное раздражение. Подобные эффекты облегчения корковых ответов мы наблюдали [10] и в случае раздражения паллидума. А в опытах Дикманна и Сасаки [26] низкочастотное раздражение паллидума и путамена порождало электрические ответы и в передней, и в задней сигмовидных извилинах. В электрофизиологической работе Масбова [20]

показано наличие эфферентных связей гиппокампа приматов с лобной и затылочной корой, а также с хвостатым ядром и паллидумом. Элулом [27] установлено, что гиппокамп проецируется почти на все центральное поле наружной поверхности коры.

При изучении взаимодействия гиппокампального и кожного ответов в коре получены факты, говорящие также о тесных функциональных взаимоотношениях старой и новой коры. Если в острых опытах на кошках раздражение кожи производилось после раздражения гиппокампа.

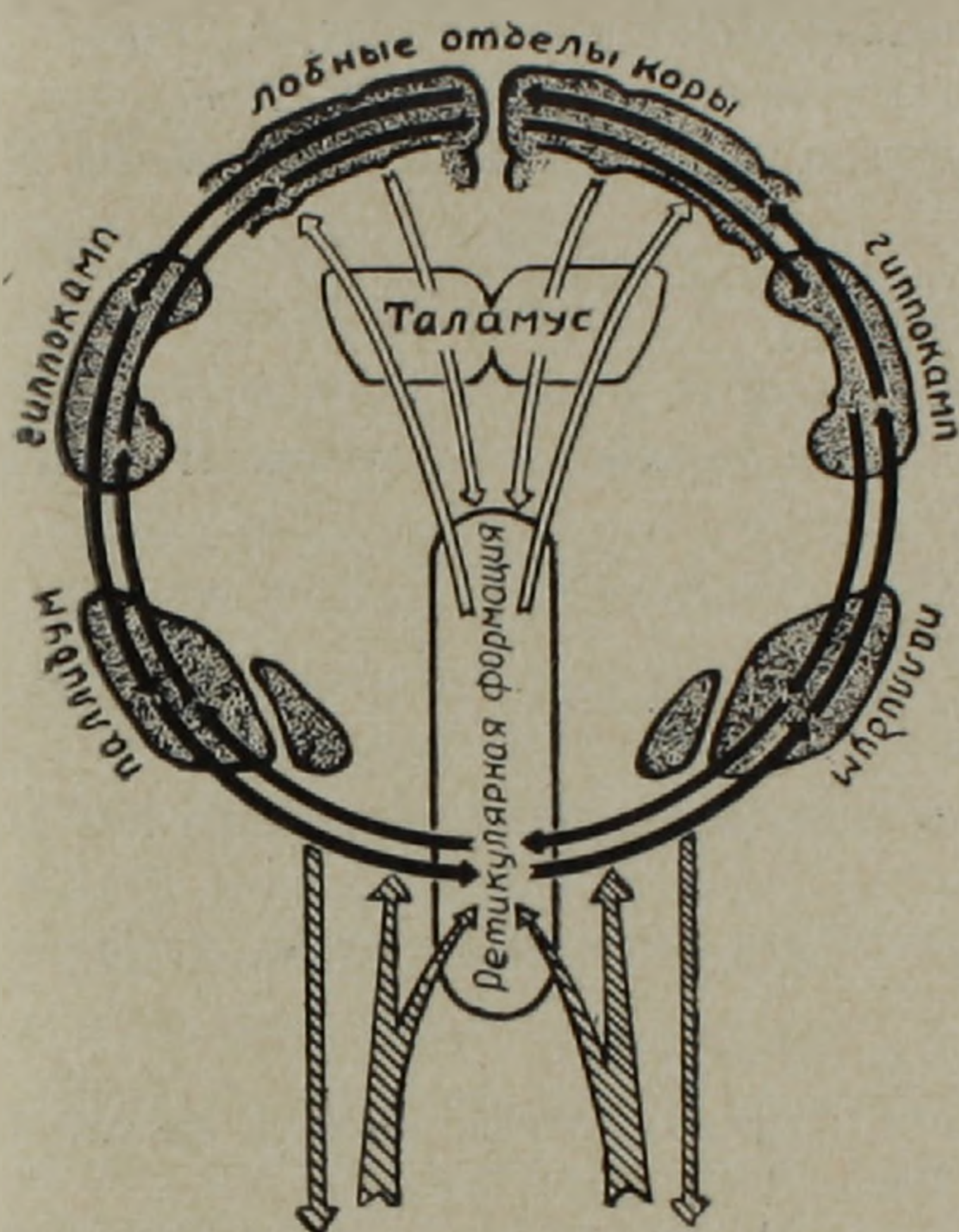


Рис. 5.

Рис. 5. Гипотетическая лобно-паллидо-гиппокампальная интегрирующая система.

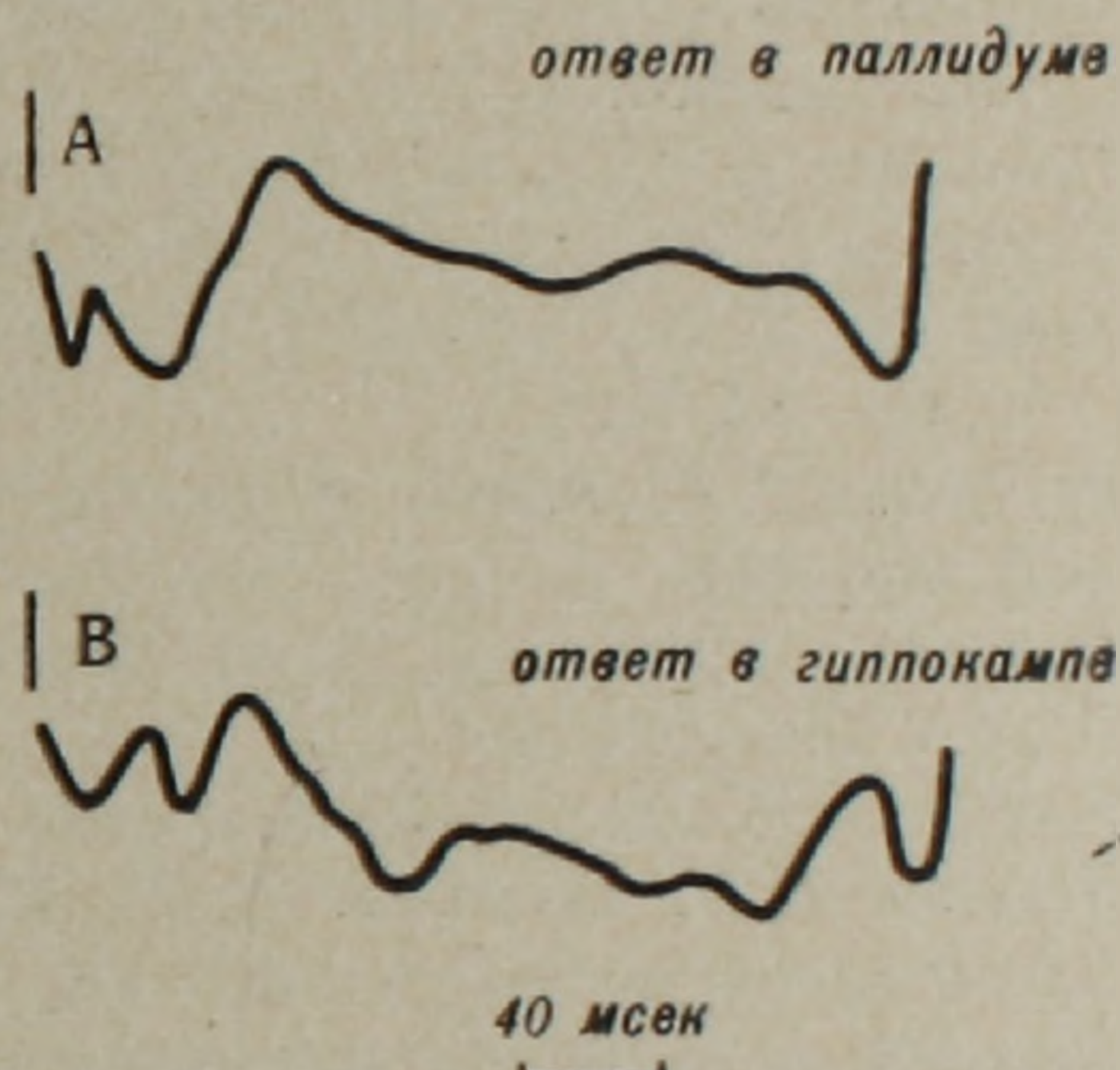


Рис. 6.

Рис. 6. Суммированные анализатором «Нейрон-1» вызванные потенциалы. А — ответ в паллидуме на 150 последовательных одиночных раздражений гиппокампа. В — ответ в гиппокампе на 150 последовательных раздражений паллидума.

то начиная с интервала в 80 мсек между стимулами ответ на кожное раздражение начинал уменьшаться; а при интервале в 50 мсек почти полностью исчезал.

В настоящее время трудно сказать, по каким из существующих каналов осуществляется связь и взаимодействие паллидума, гиппокампа и неокортекса. Здесь необходимы дальнейшие исследования. Однако важно то, что связь между ними доказана и существует.

Итак, обобщая все приведенные данные, можно заключить, что свои высшие интегративные функции в стадии афферентного синтеза лобные доли, а возможно и другие отделы коры, осуществляют в тесном контакте с паллидумом и гиппокампом. А это означает, что они составляют единую замкнутую лобно-паллидо-гиппокампальную интегрирующую систему, специфической функцией которой является отбор, обработка и

синтез адекватной сенсорной информации в условиях неопределенности для программирования поведения и последующей оценки результатов совершенного действия.

Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Анохин П. К. В сб. Проблемы высшей нервной деятельности. 9—128, М., 1949.
2. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
3. Анохин П. К. В сб. Кибернетические аспекты в изучении работы мозга. 7—33, М., 1970.
4. Анохин П. К. Успехи физиологических наук, 1, 19—54, 1970.
5. Анохин П. К. Вопросы философии, 3, 55—60, 1971.
6. Батуев А. С. Функции двигательного анализатора. Изд. ЛГУ, 1970.
7. Брутковский С. В сб. Лобные доли и регуляция психических процессов. Изд. МГУ, 100—116, 1966.
8. Гамбарян Л. С. *Folia Clinica Internacional*. XX, 3—7, 1970.
9. Гамбарян Л. С. ДАН СССР, 196, 4, 984—986, 1971.
10. Гамбарян Л. С., Гарибян А. А., Саркисян Ж. С. и Ганадян В. О. *Exp. Brain Res.* 12, 92—104, 1971.
11. Гамбарян Л. С., Коваль И. Н., Гарибян А. А., Саркисян Ж. С. *Exp. Brain Res.* 15, 15—28, 1972.
12. Гросс Ч., Вейзкранц Л. В. сб. Лобные доли и регуляция психических процессов. МГУ, 133—155, 1966.
13. Коваль И. Н. Биологический журнал Армении, 23, 10, 1970.
14. Ливанов М. Н., Гаврилова Н. А., Асланов А. С. В сб. Лобные доли и регуляция психических процессов. МГУ, 176—189, 1966.
15. Лурия А. П. В сб. Лобные доли и регуляция психических процессов. МГУ, 7—37, 1966.
16. Орбели Л. А. Избранные труды, II, М.—Л., 1962.
17. Павлов И. П. Полное собрание сочинений, III, М.—Л., 1951.
18. Прибрам К. В сб. Лобные доли и регуляция психических процессов. МГУ, 117—132, 1966.
19. Прибрам К. В сб. Системная организация физиологических функций, 375—384, М., 1969.
20. Хасабов Г. А. В сб. Физиология и патология лимбико-ретикулярного комплекса. М., 1968.
21. Шумилина А. И. В сб. Проблемы высшей нервной деятельности. 561—688, М., 1949.
22. Шумилина А. И. В сб. Лобные доли и регуляция психических процессов. МГУ, 61—81, 1966.
23. Шустин Н. А. Физиология лобных долей головного мозга. Медгиз, 1959.
24. Шустин Н. А. В сб. Лобные доли и регуляция психических процессов. МГУ, 82—99, 1966.
25. *Cazard P. et Buser P. Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 15, 413—425, 1963.
26. *Dieckmann G. a. Sasaci K. Exp. Brain Res.* 10, 236—250, 1970.
27. *Elul R. Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 16, 5, 470—502, 1964.
28. *Sherrington Ch. The integrative action of the nervous system.* New Haven Yale Universiti Press, 1951.
29. *Travis R. P., Spares D. L. Physiology and Behavior.* 3, 187—196, 1968.