

Г. Е. ГРИГОРЯН

## О РОЛИ КОРКОВО-ТАЛАМО-КАУДАТНОЙ СИСТЕМЫ В МЕХАНИЗМАХ АФФЕРЕНТНОГО СИНТЕЗА И АКЦЕПТОРА ДЕЙСТВИЯ

Методами двигательных условных рефлексов, экстирпации и электрокоагуляции, а также регистрации биоэлектрической активности мозга изучалась соотносительная функциональная роль специфических (задние-вентральные ядра) и неспецифических (парафасцикулярные, вентрально-передние, ретикулярные ядра) структур таламуса, а также хвостатых тел в формировании узловых механизмов функциональной системы разных поведенческих реакций. Было показано, что наряду с неокортексом определенная роль в межанализаторной конвергенции и интеграции в условном двигательном рефлексе принадлежит также таламическим и хвостатым ядрам.

Системный подход к анализу механизмов высшей нервной деятельности позволил сформулировать концепцию о «функциональной системе» как нейрофизиологической основе интегративной деятельности организма [3]. Согласно этой концепции, начальной и решающей стадией целенаправленной деятельности мозга, на основе которой формируется «программа действия» и «афферентная модель будущего результата действия» (акцептор действия—АД), является афферентный синтез (АС) разнообразных по качеству сенсорных информации.

Предполагается, что на уровне коры лобного отдела мозга происходит то наиболее синтетическое и сложное взаимодействие восходящих разномодальных сенсорных возбуждений, в результате которого организуется «логический процесс» функциональной системы—«принятие решения» к получению конкретных адаптивных результатов [3].

Однако наряду с лобной корой в механизмах АС и контроля результатов совершенных действий принимает активное участие и двигательный анализатор [4, 7, 10]. Вместе с тем, данные последних лет [6, 10] позволили заключить, что способность к симультанной афферентной интеграции гетеромодальных возбуждений и оценке адекватности результатов совершенных действий не является прерогативой лишь неокортекса. Этими свойствами обладают также паллидум и гиппокамп [6 и др.]. Более того, согласно нашим исследованиям, в системной деятельности мозга значительное место занимают таламо-корковые и каудато-корковые связи [8—12].

Так, после двустороннего частичного электролитического разрушения задне-вентрального (ЗВ) ядра специфического таламуса ранее выработанные локальные инструментальные условные рефлексы (УР) «избегания» задних конечностей у собак большей частью сохранялись и по-

являлись постоянно на все применяемые звуковые и световые сигнальные стимулы [9, 10]. Однако навык активного поддержания определенной позы оказался полностью утраченным. Создавалось впечатление, что происходит превращение «инструментальных» УР в «классические», при котором активное движение животного перестает служить «инструментом» достижения определенного полезного для организма результата [10]. Повторная инструментализация позно-тонической реакции локального избегания происходила постепенно в течение 3—4-х опытных сеансов после применения 35—40 подкреплений.

В принципе те же результаты были получены в опытах с двусторонним разрушением парафасцикулярного (ПФ), вентрально-переднего (ВП) и ретикулярного (Р) ядер неспецифического таламуса (рис. 1, А). Одновременно с нарушением стабильного уровня одиночных локальных инструментальных УР (рис. 2, А—В) отмечались значительные недостат-

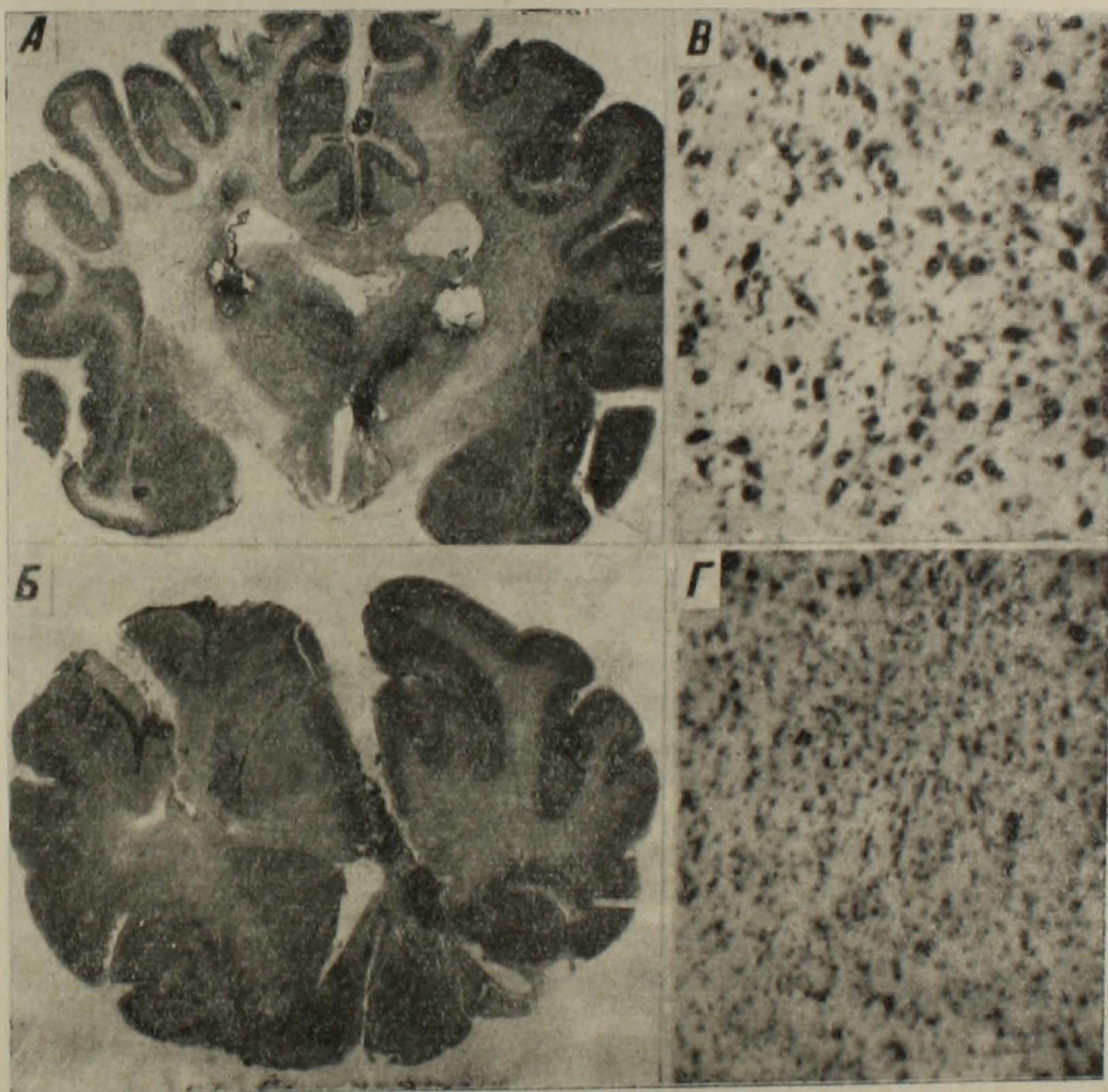


Рис. 1. Микрофотограмма фронтальных срезов поврежденного мозга, окрашенных по Ниселю. А—собака № 119; Б—Г—собака «Лайка» после правостороннего удаления хвостатого тела (Б) и перерождения ганглиозных элементов правого дорсо-медиального ядра таламуса (Г); В—левое дорсо-медиальное ядро таламуса.

ки в сфере «тактильно-зрительной» и «тактильно-звуковой» ассоциаций. Если до мозговой операции активная флексорная реакция левой (рис. 2, А) или правой (рис. 2, Б) задней конечностей в ответ на один и тот же пусковой сигнальный стимул (тон 1000 гц или свет) предопределялась местом локализации «переключателя» (специфического обстановочного тактильного раздражителя), то после таламотомии пусковые свойства приобрели также переключатель (рис. 2, В, третья кривая сверху) и вся обстановка эксперимента (рис. 2, В, первая кривая сверху). Примечательно, что каждый истинный пусковой сигнальный стимул в данной ситуации вызывал не только УР «своей» конечности, но и «чужой» (рис.

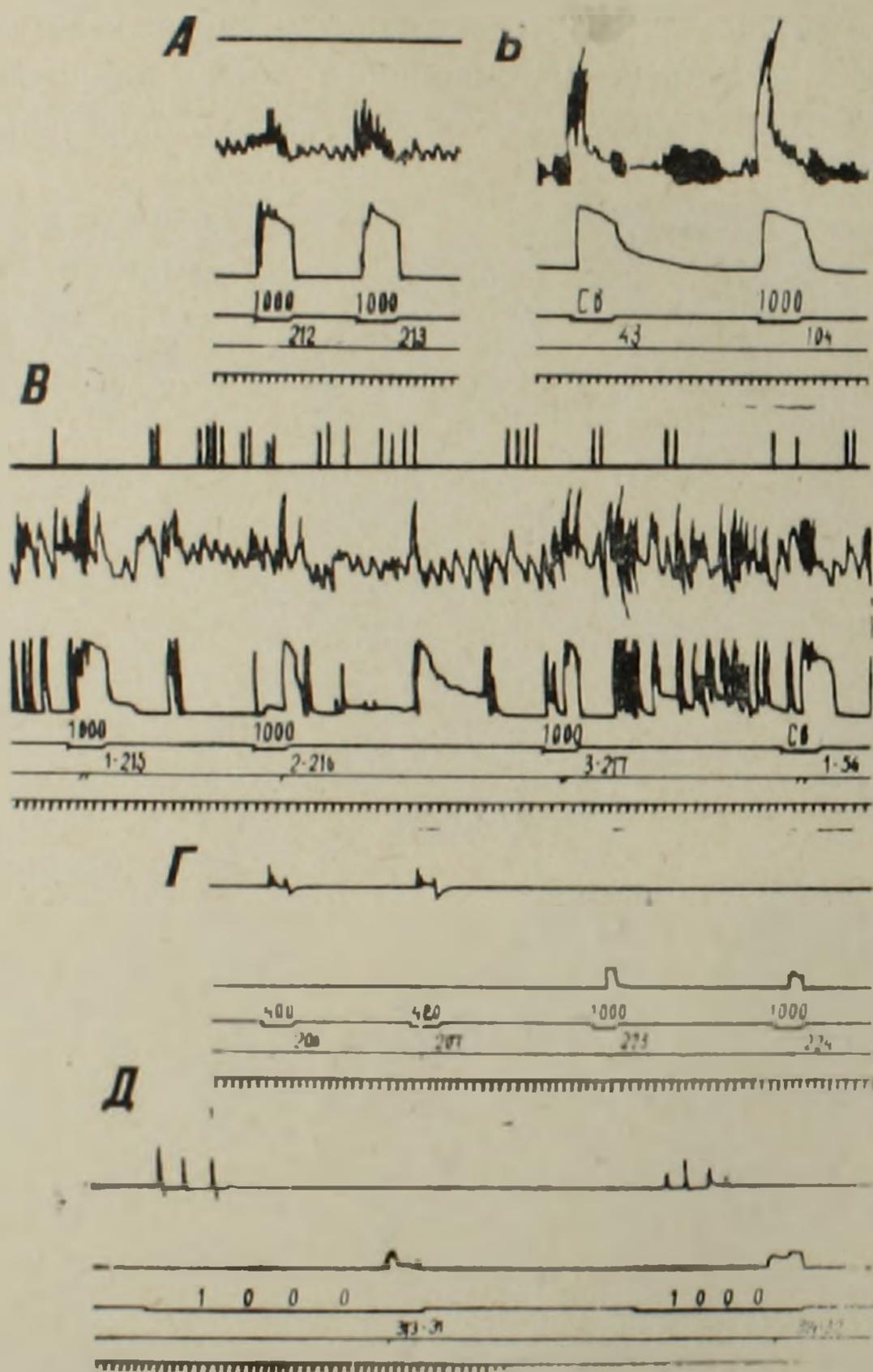


Рис. 2. Собака № 119. Инструментальные двигательные-оборонительные (А—В) и общедвигательно-пищевые УР с выбором сторон подкрепления (Г, Д). Обозначения кривой (А—В) сверху: отметка движения «неподкрепляемой» конечности (производится экспериментатором!), пневмограмма, движение подкрепляемой конечности, условный сигнал, электроподкрепление, время (2 сек). Обозначения кадров (Г, Д) сверху; подъем на левую кормушку, на правую кормушку, отметка условного сигнала (тоны 400 и 1000 гц), пищевое подкрепление.

2, В первая и третья кривые сверху), вне зависимости от выработанной последовательности чередования фазно и тоически действующих факторов обстановки.

До мозговой операции те же подопытные животные в свободном поведении были приучены к простым и сложным (рис. 2, Г) ориентированным пищедобывательным рефлексам на звуковые раздражители. После разрушения ЗВ, ВП и Р ядер таламуса простая побежка к кормушке осуществлялась также успешно, как и в контрольных опытах. Но в то же время предъявление более сложной программы действия, требующей от животного активного альтернативного выбора сторон пищевого подкрепления (по признакам частотной и пространственной дискриминации звуковых стимулов), выявило значительные нарушения в высшей интегративной деятельности у собак с двусторонним разрушением ВА и Р ядер таламуса (рис. 2, Д). Что касается ЗВ ядер в выборе направления действия и различения звуковых сигналов, то разрушение их не вызывало достоверной альтерации. Вместе с тем была выявлена существенная роль этих ядер в функциональной перестройке нарушений в интермодальных ассоциациях, возникших после предварительного выключения неспецифических ядер таламуса [10].

В опытах с транскаллозальной односторонней экстирпацией головки и части тела хвостатого ядра (рис. 1, Б—Г) также были констатированы нарушения различной степени и характера. После операции инструментальные УР локального избегания и пищедобывания временно исчезли (рис. 3, В) с конечности контралатеральной по отношению поврежденного полушария стороны. Вместе с тем стук подачи кормушки вызывал полную пищедобывательную реакцию (рис. 3, В, третья кривая сверху). Интересно отметить, что на фоне отсутствия условной локальной реакции «регистрируемой» конечности в ответ на сигнальный стимул животное реагировало сгибанием «нерегистрируемой» в данный момент гомолатеральной конечности (рис. 3, В, первая кривая сверху). Подобного явления до операции не наблюдалось. Условный стимул вызывал подъем той лапы, на которую в данной ситуации действовал кожно-тактильный раздражитель-переключатель (рис. 3, А, Б). После соответствующей тренировки (50—70 подкреплений) локальные двигательноподобные УР восстанавливались (рис. 3, Г). Между тем дезинтеграция в переключательной деятельности мозга продолжалась еще в течение 2—3 недель (рис. 3, Г, Д). Разным было поведение каудатотомированных животных также и в свободной обстановке обучения. Ранее выработанные простые ориентированные побежки к сигнализируемой кормушке сохранились без особых изменений. Но вместе с тем сложный альтернативный навык выбора местонахождения кормушек по двум частотным признакам пусковых сигнальных стимулов оказался в значительной степени нарушенным у тех же животных (рис. 4, II, А, В).

Дальнейшие испытания по «отсроченному выбору с альтернативой» показали, что у животных была расстроена также и функция «аппарата памяти» мозга. В контрольных опытах (рис. 4, II, А, Б) ошибки в выборе

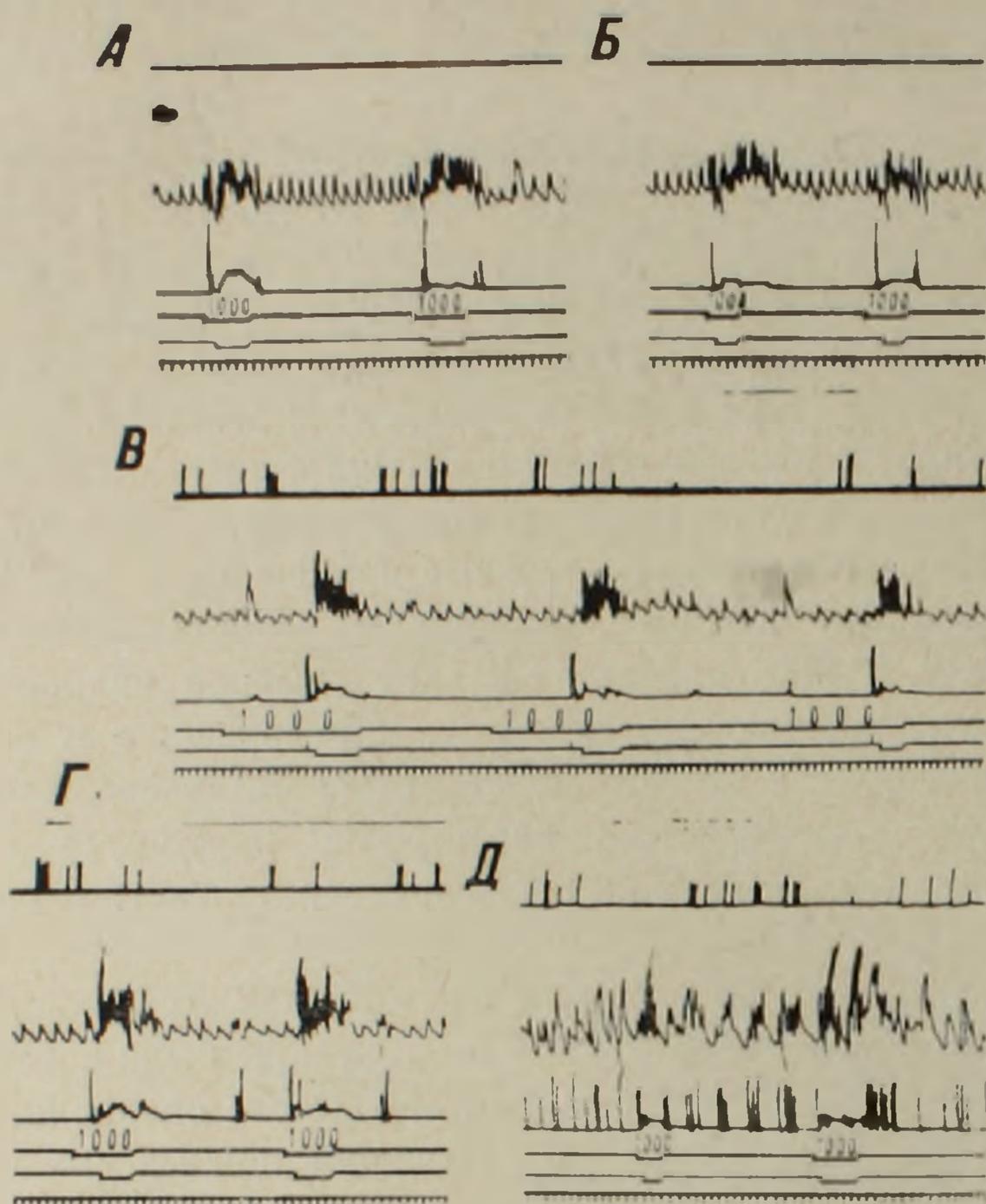


Рис. 3. Собака «Лайка». Переключение локальных инструментальных двигательных-пищевых УР до (А—левой, Б—правой задней конечности) и после (В—Д) удаления правого хвостатого ядра. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2А.

сторон подкрепления появлялись только с трехминутной задержкой и не увеличивались значительно при дальнейшем удлинении экспозиции времени (до 9 мин). После каудатомии минимальное контрольное время (30 сек) оказалось уже способным изменять ход целенаправленного поведения (рис. 4, II, Г). Полученные данные свидетельствуют о временном сокращении отсрочки—ослаблении памяти на звуковое восприятие (больших низких тонов) после одностороннего неполного удаления хвостатого тела.

Чем обусловлен столь многообразный эффект таламо- и каудатомий? При обсуждении аналогичного вопроса применительно к корковому двигательному анализатору мы исходили из структурно-функциональных особенностей организации этой области мозга (10). В данном случае, на наш взгляд, подход должен быть также с позиции локализации функций. Если говорить о представительстве соматической функции в таламусе [13, 20, 29, 30, 32, 38 и др.], то общей «релейной» станцией для специфических афферентных соматических систем различных модальностей на этом уровне является 3В ядро. Афферентные проекции этого ядра имеют четкую дискретную организацию. В этом ядре, соглас-

по ряду работ [14, 15, 34, 36], имеется три типа клеток, из которых только одни относятся к истинным передаточным (II-клетки) нейронам. Они перерождаются после декорткации соматической области. Основная масса терминалей медиального лемниска синаптирует на их дендритах [33, 36]. Контакт между ними осуществляется через возбуждающие постсинаптические потенциалы (31). Другая разновидность—

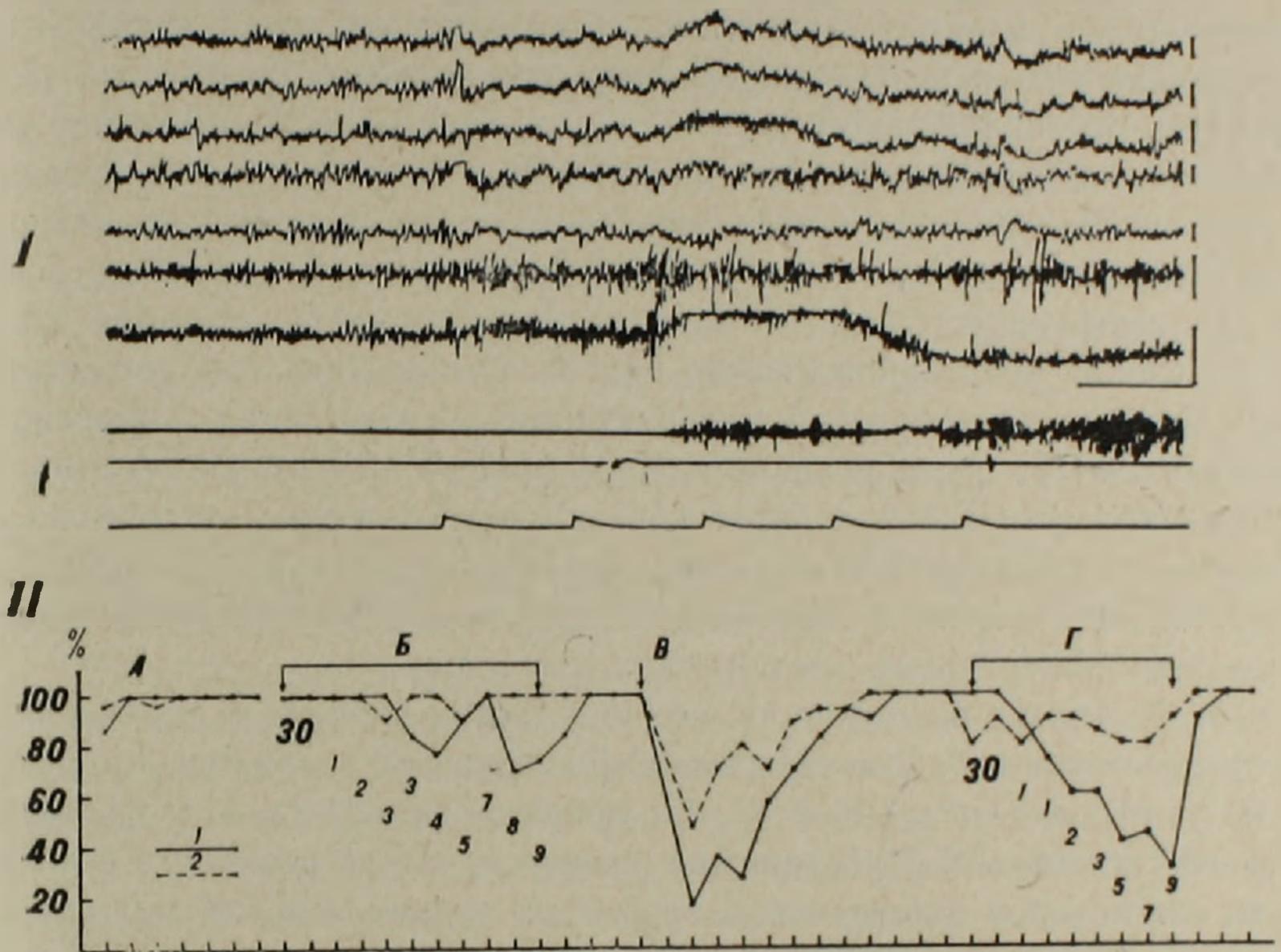


Рис. 4. I—собака «Рыжая». Опережающая УР-перестройка электрической активности коры и подкормки правого полушария при выработке классических оборонительных УР с левой передней лапы (180 сочетание). Сверху: медиальный таламус, РФ среднего мозга, медиальное коленчатое тело, латеральное коленчатое тело, слуховая кора, сенсомоторная кора, зрительная кора, ЭМГ конечности, электроподкрепление, условный сигнал (световые вспышки 1 сек). Калибровка 25 мкв, 1 сек. II—собака «Лайка», Динамика средних величин правильных ответных реакций по выбору левой кормушки (1) на тон 400 гц и правой (2) на тон 1000 гц. По оси абсцисс—дни опытов, по оси ординат—среднее значение реакции из 5 опытов. А—контроль; Б—отсроченный выбор (снизу дано время от 30 сек до 9 мин) до операции; В—реакция выбора после операции; Г—отсроченный выбор после операции.

это клетки второго типа Гольджи, сильно разветвленный аксон которых расположен в пределах дендритного аппарата II-клеток. Доказано [19] наличие тормозных механизмов (интернейронов) в 3В ядре таламуса, функционирующих в паре с II-клетками. В то же время обнаружены [37] возвратные коллатеральные связи аксонов II-клеток с дендритами соседней клетки Гольджи. Среди клеток «лемнисковой системы» выделены нейроны [14], обозначаемые «вторичными», которые активируются с коры только ортодромно. На эти клетки конвергируют импульсы как от

лемнисковой, так и спиноталамической систем. Предполагается, что система вторичных элементов ЗВ ядра передает информацию в ассоциативные области коры. Третий тип нейронов ЗВ ядра имеет сходство с ретикулярными клетками.

Таким образом, в ЗВ ядре таламуса, помимо специальной системы передачи афферентных импульсов к проекционной соматической коре, имеется система собственных внутренних элементов ядра, способная принимать сигналы из ограниченных (лемнисковые) и обширных (спиноталамические) рецептивных участков соматических и несоматических сфер [14]. Благодаря такому анатомо-функциональному устройству механизмов дифференцированного восприятия и синтеза соматосенсорных импульсов ЗВ ядра можно объяснить высокую чувствительность специализированных дискретных (локальных) форм инструментального поведения к деструкции таламического соматического анализатора [8—10].

Успешная реализация любого приспособительного акта возможна лишь при наличии «обратной афферентации» о результате совершенного действия [3]. При формировании каждой функциональной системы образуется соответствующий аппарат «оценки результатов» с определенной программой действия. Однако в таламических структурах соматического анализатора имеются собственные, постоянно действующие механизмы оценки афферентных соматических сигналов.

Не исключена возможность, что результаты первичной обработки и оценки поступающих соматических информации от таламического уровня могут передаваться далее в АД сформированной данной функциональной системы [14]. Превращение позно-тонической реакции в физическую, при котором двигательный компонент лишается полностью приобретенных свойств достижения цели, а также нивелирование качественных признаков пусковых и обстановочных (переключательных) сигнальных стимулов свидетельствуют о наличии частных механизмов афферентного соматосенсорного синтеза и акцепции результатов действия в специфическом таламусе.

В отличие от специфических, одни и те же структуры неспецифической системы могут выполнять различные сенсорные функции. Основанием для этого является широкое представительство соматосенсорных, зрительных, слуховых и других афферентных систем в ядрах неспецифического таламуса [2, 11—13, 17, 20, 21, 25, 27, 38]. Однако тот дискретный принцип организации таламического соматического анализатора, о котором говорилось выше, в структурах неспецифической таламической системы отсутствует [13, 27 и др.].

Диффузность представительства периферических рецепторных зон в неспецифическом таламусе не исключает, однако, определенной локальности проекции этих ядер в неокортексе [1, 16, 25 и др.].

Выпадение позно-тонической реакции локального избегания, а также нарушение способности животного к правильной пространственной дискриминации «переключающего» тактильного сигнала (адекватный выбор «противодействия» к предстоящему болевому раздражению) сви-

детельствуют о дезорганизации функции мозга по АС и оценке афферентных параметров результата совершенного действия в пределах данной функциональной системы. С этой точки зрения отмеченные неспецифические ядра таламуса можно рассматривать как «самостоятельное» звено центрального аппарата АС и АД на таламическом уровне. Однако, как показали наши исследования, роль этих ядер не ограничивается интеграцией соматических импульсов. Мультисенсорность входа таламических неспецифических структур [2, 10—13, 21, 25, 27 и др.] предполагает участие их в решении более сложных, разномодальных сенсорномоторных задач. Нарушение поведения таламотомированных животных по адекватному выбору направления действия, основанного на частотном и пространственном различении пусковых (звуковых) и обстановочных (зрительных) сигнальных стимулов, является результатом распада обширного комплекса гетеромодальных афферентных возбуждений и дефицита в механизме оценки правильности выбора сигнализируемой кормушки. Изложенные факты и соображения позволяют рассматривать неспецифическую систему таламуса как «внутриталамический» механизм разномодальной межанализаторной конвергенции и интеграции [10].

Если поликонвергентность ретикулярных нейронов таламуса является центральным механизмом формирования процесса АС, то каковы структурные предпосылки организации АД?

Было высказано предположение [3], что разветвленная система аксонных коллатералей «конечных путей», а также богатая сеть промежуточных нейронов, с которыми вступают в контакты коллатеральные возбуждения, представляют собой тот вероятный нервный субстрат, где на некоторое время может удержаться «копия» посланных на периферию эфферентных возбуждений [3]. Сюда же, по мнению автора этой гипотезы, поступает информация о результатах совершенного действия по механизму обратной афферентации.

На пути к исполнительным органам часть эфферентного комплекса возбуждений в виде точного «импульсивного эквивалента» предстоящего действия, отклоняясь от «прямой» кортикофугальной проекции, может оказаться в разных подкорковых «ловушках возбуждений», в том числе и в неспецифическом таламусе по известным корково-таламическим каналам связей [13, 23, 26, 27 и др.]. По некоторым гистологическим данным [24, 27 и др.], среди неспецифических ядер таламуса имеются мелкие, с коротким сильно ветвящимся аксоном клетки, которые не перерождаются после декорткации мозга. Часть из них принадлежит к интернейронам, которые имеют тормозящую и возбуждающую функции и играют существенную роль в генерации внутренних ритмов таламуса [22] и в модуляции таламо-корковой электрической активности [18]. Можно предположить, что в системе этих межучочных нейронов неспецифического таламуса и реализуется процесс формирования АД-афферентной модели будущего результата действия, позволяющей организму отражать события с известным опережением (рис. 4, 1). Этому процессу могут способствовать также интенсивная внутриядерная аксонная коллатера-

лизация и полисинаптическая связь нейронов неспецифического таламуса [34, 35].

Сравнительный анализ данных, полученных в опытах с повреждением ВА и Р ядер таламуса и хвостатого тела, показывает, что функциональная роль этих подкорковых образований мозга в формировании узловых механизмов функциональной системы разных (простых и сложных) произвольных реакций в известной мере идентична. На этом основании можно предположить, что в хвостатых ядрах также должны быть представлены соответствующие структурно-функциональные предпосылки для тонкой интермодальной координации и контроля адекватности совершенного действия. Современные нейроморфологические, электрофизиологические и нейрохимические исследования [2, 5, 28 и др.] подтверждают вышесказанное. Мультиконвергентность нервных элементов хвостатых ядер, с одной стороны, наличие широкой сети возбуждающих и тормозящих интернейронов, а также аксонной коллатерализации пирамидной и экстрапирамидной систем на уровне хвостатого тела с другой, представляют ту материальную основу, на которой может осуществляться процесс анализа и интеграции приходящих из вне импульсов различной сенсорной и биологической модальности.

Резюмируя изложенное, можно заключить, что в механизмах АС и акцепции совершенного действия той или иной функциональной системы, наряду с неокортексом, немаловажную роль играют также таламус и неостриатум. Участие отмеченных подкорковых образований мозга в межанализаторной конвергенции и интеграции может быть самым различным в зависимости от степени сложности предъявленной «сенсорной» задачи и способа реализации. Из сказанного становится очевидным также, что при определении функциональной роли специфической и неспецифической систем таламуса, а также хвостатых тел в произвольной деятельности нельзя дать общую оценку. Путь «параметризации» в определении структурно-функциональной организации поведения с учетом совокупности разных функциональных признаков поведения (характер двигательного компонента УР, модальность сигнальных стимулов, степень сложности сенсорного анализа и т. д.) является единственно правильным и наиболее эффективным подходом в решении поставленной проблемы [10].

Институт физиологии  
им. Л. А. Орбели АН АрмССР

Գ. Ե. ԳՐԻԳՐՅԱՆ

ԿԵՂԵՎ-ԹԱԼԱՄԱ-ԿԱՌԻԿԱՏԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԳՈՒԹՅԱՆ ԳԵՐԸ  
ԱՖԵՐԵՆՏԱՅԻՆ ՍԻՆԹԵԶԻ ԵՎ ԳՈՐԾՈՂՈՒԹՅՈՒՆ ԸՆԿԱՆՈՂ  
ՄԵՆԱՆԻՉՄԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Զուգակցելով պայմանական շարժիչ ռեֆլեքսների մշակման և ուղեղի կենսաէլեկտրական ակտիվության դրանցման մեթոդներն ուղեղի տարրեր մասերի հեռացման հետ, ուսումնասիրվել է շնորի տեսողական ընթացի (թալամուս)

սպեցիֆիկ և ոչ սպեցիֆիկ ներվային զանգվածների, ինչպես նաև ուղեղի սո-  
շալոր մարմնի դերը շարժողական տարրեր պայմանական ռեֆլեքսների  
«ֆունկցիոնալ համակարգի» հանգույցային մեխանիզմների կազմավորման  
գործում:

Փորձերը ցույց տվեցին, որ բացի գլխուղեղի կեղևից, միջնալիզատորա-  
յին զուգամետման (կոնվերգենցիա) և ինտեգրացիայի գործում որոշակի դեր  
ունեն նաև ենթակեղևային «թալամո-կաուդատային» ներվային կենտրոնները:  
Ի դեպ, որրան բարդ և բազմազան են առաջարկված «զգացողական» և «շարժո-  
ղական» ոլորտի խնդիրները, այնքան ավելի է արտահայտված նշված ներվա-  
յին զանգվածների դերը և նշանակությունը բարձրագույն նյարդային գործու-  
նեությունների մեջ:

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Адрианов О. С. В кн. Рефлексы головного мозга. 240, М., 1965.
2. Алэб-Фесгар Д. Журн. высш. нервн. деят., 21, 2, 509, 1971.
3. Анохин П. К. В кн. Принципы системной организации функций. 5—61, М., 1973.
4. Батуев А. С. Функции двигательного анализатора. ЛГУ, 1970.
5. Бутхузи С. М. Электрофизиологическое исследование функции хвостатого ядра. Тбилиси, 1971.
6. Гамбарян Л. С., Гарибян А. А. Биологический журнал Армении, 25, 6—7, 1972.
7. Григорян Г. Е. Журн. эксп. и клин. медицины, 2, 2, 1962.
8. Григорян Г. Е. В сб. Двигательный анализатор. 24, М., 1965.
9. Григорян Г. Е., Геворкян О. В. Тез. и рефер. докл. XXI совещ. по пробл. высш. нервн. деят. 101, М.—Л., 1966.
10. Григорян Г. Е. Журн. эксп. и клин. медицины, 13, 1, 1973.
11. Григорян Г. Е., Любимов Н. Н. Тезисы и рефер. докл. XXI созещ. по пробл. высш. нервн. деят., 71, Рязань, 1969.
12. Григорян Г. Е., Любимов Н. Н. Тезисы научн. сообщ. XI съезда Всесоюз. физиол. об-ва. 2, 88, Л., 1970.
13. Дуринян Р. А. Центральная структура афферентных систем. М., 1965.
14. Дуринян Р. А. Рефер. докл. XI съезда Всесоюз. физиолог. об-ва, 1, 48, Л., 1970.
15. Жукова Г. П., Леонтович Т. А. Журн. высш. нервн. деят., 14, 1, 122, 1964.
16. Нарикашвили С. П., Мониава Э. С. Журн. высш. нервн. деят. 9, 3, 461, 1959.
17. Наута У. Дж., Кейперс Г. Г. Ретикулярная формация мозга. 13, М., 1962.
18. Пурпура Д. Рефлексы головного мозга. 38, М., 1965.
19. Andersen P., Brooks C., Eccles J., Sears T. J. *Physiol.*, 174, 348—370, 1964.
20. Bowers D. J. *Comp. Neurol.*, 117, 213, 1961.
21. Buser P., Bignall K. *International Rev. Neurobiol.*, 10, 111, 1967.
22. Eccles J. C. *Epilepsia*, 6, 2, 89, 1965.
23. Glees P., Cole J., Witty C. W., Cairns H. J. *Neurol. Neurosurg. Psychol.*, 13, 178, 1950.
24. Hassler R. *Progr. Brain Res.*, 5, 1, 1964.
25. Jasper H. H. In *Handbook of Physiology*. Sec. 1, 2, 1307. Am. Physiol. Soc. Washington, 1960.
26. Jones E., Powell T. *Brain Res.*, 10, 369, 1968.
27. Krupp P., Monnier M. In *Inter. Rev. of Neurobiol.*, 9, 45. Acad. Press. N. Y.—London, 1966.
28. Laursen A. M. *Acta Physiol. Scand.*, 59, suppl. 211, 1963.
29. Lund R., Webster K. J. *Comp. Neurol.*, 130, 301, 1967.

30. *Manson J.* Brain Res., 12, 489, 1969.
31. *Meakawa K., Purpura D. J.* Neurophysiol., 30, 360, 1967.
32. *Mountcastle V. B.* In Sensory Communication (Symposium). Ed. by W. Rosenblith, Ch. 22, 844, N. Y., 1961.
33. *Ralston H.* Brain Res., 14, 99, 1969.
34. *Scheibel M. E., Schelbel A. B.* In: The Thalamus. Columb. Univ. Press N. Y., 13, 1966.
35. *Scheibel M. E., Schelbel A. B.* Brain Res., 6, 1, 60, 1967.
36. *Tömböl T.* Brain Res., 3, 307, 1966.
37. *Szentagothai J.* Acta morph. Acad. Sci. hung., 15, 113, 1967.
38. *Walker A. E.* In The Primate Thalamus. Univ. of Chicago Press, 321, 1938.