

ОБ УЧАСТИИ СТРИОПАЛЛИДАРНОЙ СИСТЕМЫ В АДАПТИВНОМ ПОВЕДЕНИИ*

А. А. ГАРИБЯН, К. Н. ГЕВОРКЯН, Ж. С. САРКИСЯН,
 И. Р. МАДАТОВА, Л. С. ГАМБАРЯН

На кошках и белых крысах в различных методических условиях изучались последствия билатерального повреждения палео- и неостриатума, а также красного ядра на высшие интегративные функции мозга.

Можно заключить, что паллидум, хвостатое ядро и скорлупа принимают участие в оперативной памяти животных, а следовательно, и в афферентном синтезе.

Ключевые слова: хвостатое ядро, бледный шар, стриопаллидарная система, оперативная память.

Еще в 1930 г. И. П. Павлов писал, что «высшая нервная деятельность складывается из деятельности больших полушарий и ближайших подкорковых узлов, представляя собой обледненную деятельность этих двух важнейших отделов центральной нервной системы» [15].

Это высказывание И. П. Павлова легло в основу исследований участия подкорковых узлов в интегративной деятельности мозга.

Включившись в разработку указанной проблемы, мы в различных вариантах экспериментов методом электролитического разрушения, а в некоторых случаях и функционального (химического) выключения стриопаллидарных структур (бледного шара, скорлупы и хвостатого ядра) изучали их роль и удельное значение в механизмах обучения, памяти и поведения [3, 4, 6, 7, 16].

Материал и методика. Опыты проводили на 80 половозрелых кошках и 70 белых крысах. Разрушение изучаемых структур осуществлялось под наркозом электролитически по координатам стереотаксических атласов мозга кошки [25] и крысы [24]. Результаты опытов верифицировались морфологически и обрабатывались статистически.

У подопытных кошек изучались условные рефлексы на натуральный и искусственный раздражитель.

Условные рефлексы на натуральный раздражитель вырабатывались в специальной камере, на одной из стенок которой снаружи была вмонтирована кормушка. Кошка, помещенная в камеру, могла через прозрачное плексигласовое окно (подвижную перегородку) видеть пищу (кусочек мяса), положенную в кормушку. Стремясь захватить ее, она ударяла лапой по прозрачному окошечку, толкала, царапала его. При совершении этих движений кошка случайно ударяла лапой о педаль, расположенную ниже плексигласового окна на внутренней стороне камеры. Удар о педаль сопровождался

* Доклад на XII съезде Всесоюзного физиологического общества им. И. П. Павлова, Алма-Ата, 1979.

автоматическим подъемом плексигласовой перегородки. Через открывшееся отверстие кошка протягивала лапу и захватывала пищу—кусочек мяса [3].

Условные рефлексы на искусственные раздражители (звонок, метроном) вырабатывали в специальной камере [3], снабженной двумя кормушками, вмонтированными в левую и правую стенки камеры. У каждой из них располагалась педаль, нажатием на которую животное автоматически получало пищу. Подопытные кошки обучались на один сигнал (метроном) подбегать к левой кормушке и нажимать на педаль, на другой (звонок)—к правой. Условные сигналы подавались с различной частотой и последовательностью во избежание образования стереотипа. Во всех экспериментах учитывались скорость выработки рефлексов, их латентный период и процент точности выбора стороны подкрепления.

Условные рефлексы у крыс изучались в специальном лабиринте по ранее описанной методике [8].

Результаты и обсуждение. Опыты показали, что билатеральное неполное разрушение бледного шара у кошек приводило к угнетению всех функций животного. На 15—18-й день восстанавливались пищевые безусловные рефлексы. Однако условная реакция на натуральный раздражитель (вид мяса) еще отсутствовала. Она восстанавливалась после 18—25 проб, но осуществлялась с латентным периодом в два и более раза большим, чем до операции. Подобная картина наблюдалась и в отношении «времени условной двигательной реакции», т. е. времени, в течение которого осуществлялся двигательный акт (нажим на педаль, протягивание лапы и захват пищи).

Несколько иная картина наблюдалась при изучении условных рефлексов на искусственные раздражители (метроном, звонок) в ситуации с выбором стороны подкрепления. Опыты показали, что как при одностороннем, так и двустороннем неполном разрушении бледного шара условные рефлексы, выработанные до операции, полностью исчезали, и для их восстановления требовалось 25—55 сочетаний сигнала с пищевым подкреплением. Однако восстановившиеся условные рефлексы не всегда завершались правильным выбором стороны подкрепления. Даже в течение 1,5—3 месяцев наблюдения реакция выбора осуществлялась правильно только в 70% случаев, в остальных 30% случаев животные путали правую и левую стороны подкрепления. Наряду с нарушением реакции выбора у животных заметно удлинялся латентный период (с 2,5—3 сек до операции до 7,5—9 сек после нее).

При полном разрушении бледного шара не удавалось ни восстановить, ни выработать условные рефлексы на искусственные раздражители [3].

Такая же картина наблюдалась и в случае функционального выключения паллидума введенном в его структуру малых доз хлористого калия (0,01—0,015 мл 10% раствора) [16].

Можно полагать, что столь серьезные нарушения мозговой функции после повреждения бледного шара или его функционального выключения обусловлены несколькими причинами. Одной из них является то, что бледный шар, который на определенных этапах эволюции (у низших позвоночных) играет ведущую роль в адаптивном поведении животных, не полностью утрачивает эту функцию у высших позвоноч-

ных [14]. Доказательством такого допущения являются сравнительно-анатомические данные Карамяна [11], которые дают основание заключить, что «даже у приматов, у которых неокортикальные структуры уже играют решающую роль в интегративной деятельности, стриатальные образования не утрачивают своего значения в аналитико-синтетической деятельности мозга».

Основанием для такого допущения могут служить также морфологические и электрофизиологические данные о наличии обширных двусторонних связей нео- и палеостриатума со всеми отделами коры головного мозга и подкорковых образований [5, 9, 10, 16, 17, 26, 28]. Более того, по имеющимся данным, бледный шар оказывает тонизирующее и модулирующее влияние на активность коры головного мозга [16, 17, 19]. А по мнению Хасслера [27], паллидум является структурой, относящейся к ростральному продолжению активирующей ретикулярной формации ствола мозга.

Естественно возникал вопрос: только ли паллидум принимает участие в высших интегративных функциях или такое же участие принимают и другие образования стриариного комплекса? Постановка такого вопроса закономерна, ибо палеостриатум (паллидум) представляет собой узловую пункт, через посредство которого неостриатум (хвостатое ядро и скорлупа) вступают в контакт со всей остальной нервной системой [22, 26, 28]. Но поскольку это так, правомерно допустить, что эффекты разрушения паллидума частично могут быть вызваны деструкцией упомянутых путей неостриатума.

Для ответа на поставленный вопрос нами были проведены соответствующие эксперименты, в которых изучалась роль как хвостатого ядра, так и скорлупы в высших интегративных функциях мозга.

Опыты проводились на кошках в таких же методических условиях, как и при изучении роли паллидума в условнорефлекторной деятельности. На один сигнал (звонок) животные обучались подходить к правой кормушке и нажимом на педаль получать пищу, на другой (метроном)—к левой.

Билатеральное повреждение путамена приводило к нарушениям, близко напоминающим таковые при повреждении паллидума [4]. Так как паллидум и путамен расположены близко и при повреждении одного из них неизбежно задевается другой, мы сосредоточили внимание на хвостатом ядре (ХЯ), повреждение которого можно производить более или менее изолированно.

Опыты показали, что электролитическое повреждение головки хвостатого ядра на одной стороне приводило к полной дезинтеграции условнорефлекторной деятельности кошек. Это выражалось в том, что животные усиленно перебегали от одной кормушки к другой безотносительно к действию пищевых сигналов и часто нажимали на педаль. Такие частые маятникообразные движения, напоминающие поведение лоботомированных собак [20], постепенно уступали место появлению двигательной целенаправленной реакции сначала на один, затем на другой условный сигнал (конец второй недели после операции). На

третьей неделе при продолжающейся высокой межсигнальной активности кошки с односторонним повреждением хвостатого ядра уже начинали реагировать на условные раздражители (звонок, метроном), однако наблюдалось большое число ошибок в выборе стороны подкрепления. По мере тренировки несколько улучшалась условнорефлекторная деятельность, однако при этом оказывались удлиненными почти вдвое латентные периоды (с 2,5 сек дооперационного уровня до 4,7 сек после операции), а реакция выбора стороны подкрепления осуществлялась только в 60% случаев. Дальнейшая тренировка животных мало сказывалась на латенции и точности выбора стороны подкрепления.

Получив эти данные, мы произвели разрушение ХЯ второй стороны. У кошек, взятых в опыт после исчезновения острых послеоперационных явлений, наблюдалась повышенная двигательная активность, но она была не выше той, которую мы наблюдали после первой операции. Вероятно, в связи с гиперактивностью животных латентные периоды двигательных условных реакций у них оказывались несколько короче исходных величин (т. е. после первой операции). Они в среднем равнялись 3,4 сек. Что же касается реакции выбора стороны подкрепления, то животные после билатерального повреждения ХЯ продолжали в 60—65% случаев правильно выбирать левую или правую кормушку, в остальных 35—40% путали стороны подкрепления. Тренировка животных в течение 2—2,5 месяцев не вносила существенных изменений в их поведение.

Приведенные данные позволяют думать, что неостриатум, как и палеостриатум, имеет отношение к высшим интегративным функциям мозга.

Однако для окончательного заключения необходимо было доказать, что результаты наших опытов являются специфическими последствиями повреждения паллидума, путамена и хвостатого ядра, а не мозговой ткани как таковой.

В специальных опытах мы могли убедиться, что травма сама по себе не дает таких нарушений, которые описаны выше. Так, у кошек, обученных на один сигнал подбегать к левой кормушке и нажимать на педаль, а на другой—к правой, билатеральное разрушение красного ядра приводило к появлению ошибок в выборе стороны подкрепления в начальном периоде экспериментов, к тому же в малых процентах случаев (4—18%). Однако эти нарушения носили кратковременный, быстропроходящий характер. Через две недели после операции у рубротомированных животных трудно было обнаружить какие-либо отклонения в условнорефлекторной деятельности. В то же время у кошек с повреждением нео- и палеостриатума дефекты в реакциях выбора стороны подкрепления стойко держались и после 2—2,5 месяцев.

Данные, полученные нами, а также факты, описанные другими исследователями [2, 11, 13, 17—19 и др.], дают основание коренным образом пересмотреть представления о нео- и палеостриатуме, как образованиях, обладающих только экстрапирамидными функциями и рас-

сма­тривать их как звенья в корково-подкорковой интегрирующей системе. В связи с этим уместно напомнить, что еще Розвольд и сотруд. [22, 30] на кошках, Розвольд и Дельгадо [29] на обезьянах показали, что определенным зонам лобной коры функционально эквипотенциальны определенные участки хвостатого ядра. Показано, что разрушение латерального поля лобной коры или связанной с ней передне-дорзальной зоны головки ХЯ приводит к идентичным нарушениям.

Так, животные, обученные реакциям отсроченного чередования (когда они должны были вспомнить место, где получали пищу во время предыдущей пробы и выбирать позицию, противоположную этой для получения следующей порции пищи), утрачивали этот навык как после каудатотомии, так и после лоботомии.

В лаборатории Карамяна, Малюковой [12] было показано, что если у крыс, обученных подниматься по лестнице с нижней полки на вторую и, подтягивая передними лапами за шнур, поднимать лестницу и ставить между второй и третьей полками, чтобы взобраться туда за пищей, произвести каудатотомию, то они лишаются всего приобретенного навыка. Однако по истечении 2 и более недель они начинают уже самостоятельно залезать на вторую полку, но, поднявшись туда, «забывают» поднять лестницу, чтобы залезть на третью полку. Лишь спустя 1–2 месяца (в зависимости от степени повреждения головки ХЯ) у большинства крыс восстанавливается весь комплекс навыка.

В целом, как приведенные данные Розвольда и Дальгадо [29] и Малюковой [12] опытов с повреждением ХЯ, так и наши данные с повреждением нео- и палеостриатума, позволяют рассматривать описанные нарушения как результат дезорганизации у животных оперативной или рабочей памяти. Под последней мы понимаем такую деятельность, когда в процессе целенаправленного поведения животным необходимо осуществлять считывание (извлечение) и компарацию следовой информации из аппарата памяти и интеграцию последней с обстановочной сигнализацией для программирования поведения, отличного от уже совершенного.

Правильность наших рассуждений, как нам кажется, находит подтверждение и в специальной серии экспериментов на крысах.

Животных (крыс) обучали проходить по длинному коридору, в котором на одинаковом расстоянии друг от друга подвешивались три подвижные шторки с изображением треугольника, креста и квадрата [8]. За шторкой с квадратом крысы получали пищу. Каждый раз животные, преодолевая три шторки с визуальными сигналами, фиксировали в памяти три последовательные энграммы этих раздражителей. Удельное значение каждого из них как пищевого сигнала определялось близостью к подкреплению. Наибольшую значимость приобретал квадрат.

Когда животные в 10 опытах безошибочно проходили по коридору с тремя шторками, мы экстренно изменяли ситуацию эксперимента. Теперь перед животными помещались все три сигнала—треугольник, крест и квадрат. Животным предоставлялась возможность самим решать, какой из раздражителей выбрать. Наиболее «оптимальной» считалась реакция, когда крысы выбирали квадрат, ибо за последним, по условиям эксперимента, следовало пищевое подкрепление. Когда же крыса выбирала крест, ей приходилось преодолевать две шторки, а при выборе треугольника они, как

и в исходном опыте, преодолевали все три шторки с изображением треугольника, креста и квадрата [8].

При первом же предъявлении крысам всех трех раздражителей одни из них сразу, другие через ряд «проб и ошибок» выбирали шторку с изображением квадрата. Третьи нуждались в специальной тренировке, чтобы достигнуть критерия оптимальности.

Когда же все крысы в 100% проб начинали выбирать шторку с изображением квадрата, у части из них (первая группа) производили билатеральное электролитическое разрушение паллидума, у другой (вторая группа) — каудотомпугамена. У третьей группы крыс производилось повреждение красного ядра с обеих сторон. У четвертой группы (контроль) производилась псевдооперация (делался разрез кожи, трепанация черепа, введение электродов, но без электрокоагуляции мозговой ткани).

Опыты показали [8], что у животных первой и второй групп повреждение палео- и неостриатума приводит к нарушению процесса выбора наиболее оптимального пищевого сигнала — квадрата. После каудо- и паллидотомии животные на все визуальные сигналы реагировали пищевой реакцией, но правильность выбора квадрата уже не составляла 100%, как до операции. Выбор при повреждении паллидума оптимального сигнала колебался в пределах 40—45%, а при повреждении ХЯ — 45—80%.

Повреждение же красного ядра и псевдооперация [8] не сказывались на реакции выбора оптимального по значимости пищевого сигнала (квадрата).

Таким образом, результаты опытов на крысах подтверждают наше общее заключение, что нео- и палеостриатум играют важную роль в механизмах оперативной памяти животных, а следовательно, и в селекции, компарации и интеграции сенсорной информации в стадии афферентного синтеза [1]. Ибо, как указывает П. К. Анохин [1] «афферентный синтез был бы невозможным, если бы совокупность обстановочных и пусковых раздражений не была тесно связана с прошлым опытом животного, отложенным в аппаратах его памяти».

Институт зоологии АН АрмССР

Поступило 4.VIII 1980 г.

ՀԱՐՄԱՐՎՈՂԱԿԱՆ ՎԱՐՔԱԳԾՈՒՄ ԱՏՐԻՈՊԱԼԻԳՈՒՄԻ ՄԱՍՆԱԿՑՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա. Ա. ՉԱՐԻՔՅԱՆ, Կ. Ն. ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ, Ժ. Ս. ՍԱՐԳՍՅԱՆ,
Ի. Ռ. ՄԱԿԱԹՈՂԱՆ, Լ. Ս. ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ

Կատունների և սպիտակ առնետների մոտ տարբեր մեթոդական պայմաններում ուսումնասիրվել են պալեո-և նեոստրիատումի երկկողմանի, ինչպես նաև՝ կարմիր կորիզի երկկողմանի վնասման ազդեցությունը ուղեղի բարձրագույն ինտեգրատիվ ֆունկցիայի վրա:

Ստացված տվյալները թույլ են տալիս եզրակացնել, որ պալիդոմը, պոչավոր կորիզը և կճեպը մասնակցում են կենդանիների օպերատիվ հիշողության պրոցեսին:

THE ROLE OF THE STRIOPALLIDAR SYSTEM IN ADAPTIVE BEHAVIOUR

A. A. GARIBIAN, K. N. GEVORKIAN, J. S. SARKISIAN,
I. R. MADATOVA, L. S. GAMBARIAN

The effect of bilateral damages of paleo- and neostriatum, as well as the Nucleus ruber on the highest integrative cerebral function has been studied in cats and white rats under different methodic conditions.

The data obtained allow to conclude that the Pallidum, the Nucleus caudatus and the Putamen take part in the animal operative memory.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Анохин П. К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М., 1980.
2. Арушанян Э. Б., Отеллин В. А. Хвостатое ядро. Л., 1976.
3. Гамбарян Л. С., Саркисян Ж. С., Гарибян А. А. Журн. высш. нервн. деят., 22, 3, 435—442, 1972.
4. Гамбарян Л. С., Казарян А. Г., Гарибян А. А. Журн. высш. нервн. деят., 25, 5, 953—961, 1975.
5. Гамбарян Л. С., Казарян Л. Г., Саркисян Ж. С., Гарибян А. А. Физиол. журн. СССР, 62, 4, 481—489, 1976.
6. Гамбарян Л. С., Саркисян Ж. С., Баяндуров В. Н. Журн. высш. нервн. деят., 28, 3, 580—588, 1978.
7. Гарибян А. А., Гехт К. Биолог. ж. Армении, 29, 2, 85—89, 1976.
8. Гарибян А. А., Казарян Г. М., Геворкян К. Н., Гамбарян М. Л. Биолог. ж. Армении, 33, 8, 829—834, 1980.
9. Ионтов А. С., Гранстрем Э. Э., Отеллин В. А., Макаров Ф. Н. Очерки по морфологии связей центральной нервной системы. Л., 1972.
10. Казарян Г. М., Гарибян А. А., Казарян Л. Г., Гамбарян Л. С. Физиол. журн. СССР, 64, 4, 425—434, 1978.
11. Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л., 1976.
12. Малюкова И. В. XXIV Всесоюзн. совещ. по проблемам ВНД. Тез. докл., 284, М., 1974.
13. Олешко Н. Н. Журн. высш. нервн. деят., 14, 5, 847—856, 1964.
14. Орбели Л. А. Избр. тр., 1, М.—Л., АН СССР, 1961.
15. Павлов И. П. Полн. собр. соч., изд. 2-е, 3, кн. 2, М., 1951.
16. Саркисян Ж. С., Казарян Л. Г., Гарибян А. А., Гамбарян Л. С. Журн. высш. нервн. деят., 26, 2, 325—332, 1976.
17. Суворов Н. Ф. В сб.: Стриопаллидарная система. 3—13, Л., 1973.
18. Толкунов Б. Ф. Стриатум и сенсорная специализация нейронной сети. Л., 1978.
19. Черкес В. А., Луханина Е. П. Нейрофизиология, 4, 2, 141—143, 1972.
20. Шумилина А. И. В сб.: Проблемы высш. нервн. деят., 561—627, 1949.
21. Battig K., Rostvold H. E., Mishkin M. J. Comp. Physiol. Psychol., 55, 453—463, 1962.
22. Debby-Brown D. The Basal Ganglia and their relation to disorders of movement, Oxford Univ. Press, 1962.
23. Divak I. Physiol. and Behav., 8, 519—522, 1972.
24. Groot J. de. The Rat forebrain in stereotaxic coordinates. Amsterdam, 1959.
25. Jasper H., Ajmone-Marsan C. A Stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat. Ottawa, 1954.

26. *Jung R., Hassler R.* Handbook of Physiology. Neurophysiology, American Physiological Society. Washington D. C., II, 863—927, 1960.
27. *Hassler R.* Frontiers in Brain Research. Columbia Univ. Press, New York, 242—285, 1962.
28. *Laursen A. M.* Acta physiol. Scand., suppl. 59, 211, 1—106, 1963.
29. *Rosvold H. E., Delgado J. M. R.* J. Comp. Physiol. Psychol., 49, 365--372, 1956.
30. *Rosvold H. E., Szwarcbart M. K.* In: The Frontal Grahular Cortex and Behavior. Edsà J. M. Warren, K. Akert. 1—5, 1964.