

УДК 612.821+612.826

ЛОБНО-ЛИМБИКО-СТРИАТАЛЬНАЯ ИНТЕГРИРУЮЩАЯ СИСТЕМА В МЕХАНИЗМАХ АФФЕРЕНТНОГО СИНТЕЗА

А. А. ГАРИБЯН

На основании экспериментальных данных выдвигается представление о лобно-лимбико-стриатальной системе, играющей роль в механизмах отбора, сличения (память) адекватной информации и их интеграции в стадии афферентного синтеза.

Ключевые слова: афферентный синтез, глубинные структуры, лобные доли.

Сравнительно-физиологические данные показывают, что у низших позвоночных, у которых еще не развита кора, замыкание временной связи происходит в образованиях мозга, которые у высших животных относятся к подкорковым [7].

«Следовательно, свойства к установлению временных связей у высших животных в подкорке заложены еще в филогенезе; они не исчезли с развитием коры, хотя в значительной степени переместились в эту новую мозговую структуру» ([3], стр. 289).

С другой стороны, было показано, что у животных (собаки, кошки и кролики) после удаления новой коры представляется возможным образование простых условных рефлексов [3, 9].

Таким образом, все это давало основание думать, что в осуществлении высших интегративных функций должны принимать участие не только неокортекс, но и все те формации, которые у высших позвоночных относятся к палео-, архикортексу и к подкорке.

Иными словами, вслед за Л. А. Орбели [8] надо было полагать, что в процессе эволюционного развития кора больших полушарий вместе с ближайшими глубинными структурами осуществляет высшие интегративные функции мозга.

Теория функциональной системы, предложенная Анохиным [1], предполагает, что в пространственно-временном континууме явлений деятельность мозга проявляется в формировании центрального интегративного аппарата, обеспечивающего достижение определенного полезного результата. Узловым пунктом функциональной системы является афферентный синтез и принятие решения, без которых невозможно дальнейшее формирование интегративного акта. Если в основном исследовании этих механизмов велись в плане оценки их функциональных особенностей, то начиная с работ Шумиловой [13] в лаборатории П. К. Анохина были начаты исследования морфологических основ этих процессов, которые, однако, не были доведены до конца. И перед исследователями ставилась задача оценить роль и удельное значение других образований, в особенности подкорковых структур, в механизмах формирования афферентного синтеза и принятия решения.

Нами изучался вопрос участия глубинных структур в интегративной деятельности мозга. Для сравнения также были проведены опыты по экстирпации лобных долей.

Материал и методика. Опыты проводились на 650 половозрелых кошках и 700 беспородных белых крысах. У всех кошек вырабатывались условные рефлексы выбора стороны подкрепления по методике, описанной ранее [5]. Сущность методики сводилась к тому, что на один раздражитель кошки бежали к левой кормушке и нажимали на педаль, автоматически получая пищу, а на другой—к правой.

После упрочения условных рефлексов выбора стороны подкрепления у всех кошек производилось разрушение глубинных структур и удаление лобных долей мозга. Глубинные структуры разрушались по стереотаксическим координатам атласа мозга кошки.

У крыс выработка условных рефлексов производилась по методике выбора наиболее значимого оптического сигнала. Крысы обучались пробегать по длинному коридору, преодолевая три подвижные шторки. На первой из них был изображен треугольник, на второй крест, на третьей—квадрат. За последней шторкой животное получало пищу. Когда у всех животных четко вырабатывались условные рефлексы с преодолением трех препятствий, для них создавалась новая ситуация—одновременное предъявление всех трех сигналов (треугольник, крест, квадрат). По логике наших экспериментов, крысы должны были выбрать наиболее оптимальный сигнал, который кратчайшим путем ведет к подкреплению (квадрат). Если животное не выбирало квадрата, то его обучали этому. Когда все крысы в 100% случаев выбирали квадрат независимо от места его расположения, проводилась операция на глубинных структурах или на лобной коре.

Было изучено участие неостригума (хвостатое ядро и скорлупа), паллидарной системы (бледный шар, поля Фореля H_1 и H_2 , люисово тело, черная субстанция, красное ядро), некоторых основных структур лимбической системы (гиппокамп и амигдала), а также лобных долей в механизмах условнорефлекторных реакций выбора.

По завершении опытов животные забивались и мозг каждого из них подвергался морфологическому анализу. Результаты исследований обрабатывались статистически.

Результаты и обсуждение. Было показано, что во всех случаях у кошек разрушение хвостатого ядра, скорлупы, бледного шара, полей Фореля H_1 и H_2 , люисова тела, гиппокампа и амигдалы приводило к дезинтеграции поведения животных [4—6], тогда как повреждение красного ядра не давало такого результата [5]. У одних животных исчезали условные рефлексы и их приходилось вырабатывать заново, у других они исчезали временно. Восстановившиеся условные рефлексы проявлялись с большим числом ошибок в выборе стороны подкрепления и длинным латентным периодом.

На рис. 1 показано, что у большинства животных после неполного двустороннего разрушения глубинных структур мозга выбор стороны подкрепления нарушается на 30—40%. Когда же билатерально разрушалось люисово тело, только у отдельных животных удавалось восстановить условный рефлекс, но при этом отсутствовал выбор стороны подкрепления.

При удалении лобных долей у кошек, обученных выбирать сторону пищевого подкрепления, наблюдалось появление маятникообразных движений в условиях методики с двусторонними кормушками. Условные рефлексы у этих животных полностью отсутствовали. Применение сигналов усиливало маятникообразные движения. В дальнейшем эта двигательная активность редуцировалась и восстанавливались условные рефлексы выбора стороны подкрепления. Однако последние осу-

ществлялись с большим числом ошибок и длинным латентным периодом.

Когда же в контрольных опытах производилось билатеральное удаление задних отделов экто- и супрасильвиевой извилин коры, условные рефлексы на положительные и отрицательные сигналы, выработанные до операции, не претерпевали никаких изменений.

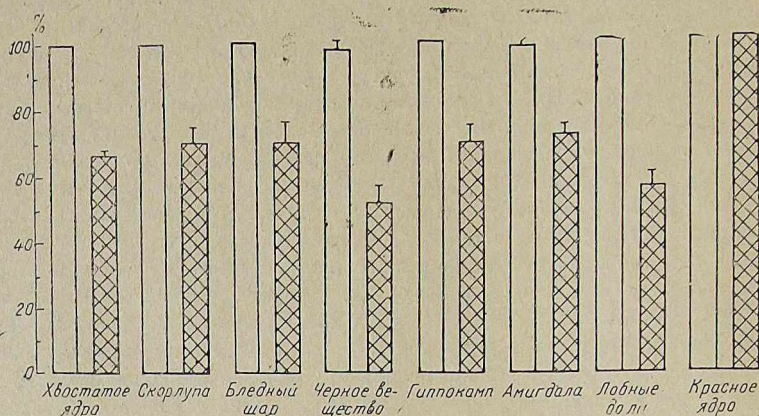


Рис. 1 Процент правильного выбора кошками стороны подкрепления при билатеральном разрушении глубинных структур (хвостатого ядра, скорлупы, бледного шара, черной субстанции, гиппокампа, амигдалы, лобных долей и красного ядра).

В опытах на крысах подтвердились факты, полученные нами при разрушении лобных долей у кошек. После удаления у крыс лобных долей они «забывали», какой из раздражителей является оптимальным, и выбор оптических сигналов носил случайный характер. Эта закономерность наблюдалась нами в течение всего периода работы с животными (4 месяца).

Таким образом, полученные нами данные показали, что при удалении лобных долей нарушается оперативная память, а вместе с ней отбор, сличение адекватной информации и их интеграция в стадии афферентного синтеза.

Вероятно, Фултон и Джекобсен [11] были первыми, которые методом отсроченных реакций на обезьянах показали, что «основной дефект, связанный с повреждением лобной зоны, может характеризоваться как потеря или нарушение репродуктивной памяти, без повреждения ассоциативной» (с. 368). Следует указать, что после работ этих авторов было сделано много попыток связать «лобный синдром» с повышенной двигательной активностью животных, с процессом отвлекаемости и т. д. Однако опыты Бакурадзе и др. [2], проведенные на обезьянах, показали, что нарушение мозговых функций при экстирпации лобных долей прежде всего связано с нарушением механизма памяти. Они пишут: «Из всего вышесказанного ясно, что наши опыты, проведенные в наиболее адекватных условиях, опровергают мнение ряда авторов, которые объясняют изменение отсроченных реакций после удаления лобной ко-

ры лишь расстройством внимания или гиперреактивностью, наконец, двигательной персеверацией» (с. 53).

Итак, при повреждении лобных долей дезинтеграция мозговой деятельности обуславливается прежде всего нарушением оперативной или репродуктивной памяти. Но такие нарушения наблюдаются и в случае повреждения глубинных структур мозга. Это давало основание объединить их в единую корково-подкорковую интегрирующую систему. Сделать подобное обобщение позволяли нам как результаты исследований, описанные нами [4—6], так и факты других авторов [7, 10—12, 14].

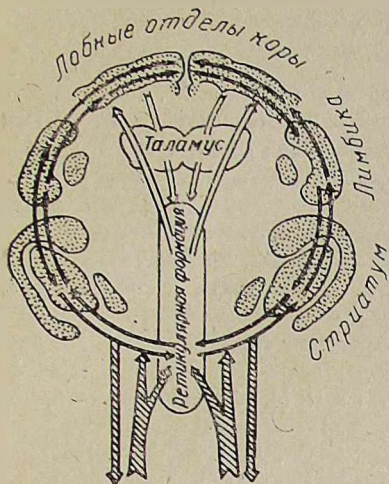


Рис. 2. Гипотетическая лобно-лимбико-стриатальная интегрирующая система

Таким образом, можно заключить, что свои высшие интегративные функции в стадии афферентного синтеза лобные доли, а, возможно, и другие отделы коры осуществляют в тесном контакте с глубинными структурами мозга. А это означает, что они составляют единую лобно-лимбико-стриатальную интегрирующую систему (рис. 2), специфической функцией которой является отбор адекватной информации (допускаемой доминирующей мотивацией, обстановочными раздражителями и пусковым сигналом), ее сличение с соответствующими энграммами, извлеченными из аппарата памяти, и их интеграция в стадии афферентного синтеза и принятия решения [1] для программирования (эфферентный синтез—К. В. Судаков) стратегии поведения в мало или вовсе непрогнозируемой ситуации.

Институт зоологии АН Армянской ССР

Поступило 2.XI 1981 г.

**ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ՄԻՐՔԻԿԱՍՏՐԻԱՏԱԼ ԻՆՏԵԳՐԱԼ ՀԱՄԱԿԱՐԳԸ
ԱՖԵՐԵՆՏ ՍԻՆԹԵԶԻ ՄԵԽԱՆԻԶՄՆԵՐՈՒՄ**

Ա. Ա. ՂԱՐԻՖՅԱՆ

Փորձնական տվյալների հիման վրա առաջ է քաշվում պատկերացում ճակատա-լիմբիկա-ստրիատալ համակարգի մասին, որը դեր է խաղում ազեկ-վատ ինֆորմացիայի ընտրության, համեմատական (հիշողության) և նրանց ինտեգրացման ժամանակ՝ աֆերենտ սինթեզի ստադիայում:

FRONTAL LOBE-LIMBICO-STRIATAL INTEGRATIVE SYSTEM IN THE MECHANISMS OF AFFERENT SYNTHESIS

A. A. GARIBIAN

Notion on the frontal lobe-limbico-striatal system which plays an important role in the mechanisms of selection, comparison (memory) adequate information and their integration in the stage of afferent synthesis has been brought forward on the basis of experimental data.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
2. Бакурадзе А. Н., Гугушвили Л. Н., Нанейшвили Т. Л., Бериташвили И. С. Отсроченное поведение и рассудочная деятельность низших обезьян. Тбилиси, 1981.
3. Беленков Н. Ю. В кн.: Физиология высшей нервной деятельности. 1, 268—293, М., 1970.
4. Гамбарян Л. С., Гарибян А. А. Биолог. ж. Армении, 25, 6, 146—152, 1972.
5. Гамбарян Л. С., Казарян Г. М., Гарибян А. А. Амигдала. Ереван, 1981.
6. Гамбарян Л. С., Саркисян Ж. С., Гарибян А. А. Журн. высш. нервн. деят., 22, 3, 435—441, 1972.
7. Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л., 1976.
8. Орбели Л. А. Избранные труды. 3, М.—Л., 1964.
9. Павлов И. П. Полное собрание сочинений. 3, кн. I и II, М.—Л., 1951.
10. Суворов Н. Ф. Стриарная система и поведение. Л., 1980.
11. Фултон Д. Ф., Джекобсен К. Ф. Физиолог. журн. СССР, 19, 1, 359—370, 1935.
12. Черкес В. А. Передний мозг и элементы поведения. Киев, 1978.
13. Шумилина А. И. В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности. 561—688, М., 1949.
14. Rosvold H. E., Delgado J. M. R. J. Comp. Physiol. Psychol., 49, 365—372, 1956.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 2, 1982

УДК 612.883.81

СРАВНИТЕЛЬНАЯ РОЛЬ ГИППОКАМПА И ПЕРЕГОРОДКИ В ОРГАНИЗАЦИИ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОГО ПОВЕДЕНИЯ

И. Н. КОВАЛЬ, Г. Т. САРКИСОВ, А. М. СТОЛЬБЕРГ

Анализируются нарушения в условнорефлекторном поведении крыс после разрушения гиппокампа и перегородки. Обсуждаются возможные механизмы этих нарушений.

Ключевые слова: гиппокамп, перегородка, условный рефлекс, афферентный синтез.

В наших предыдущих работах было показано, что гиппокамп является необходимым звеном в формировании центрального аппарата целенаправленного поведенческого акта в процессе обучения или проявления приобретенного до операции навыка. Так, выключение функций гиппокампа путем пересечения свода резко затрудняет выработку пищевых условных рефлексов на звуковые и зрительные сигналы у кошек и крыс [2—5], заметно влияет на процессы внутреннего торможения [4]. За-