

УДК 612.821.6+826.89

ФИЗИОЛОГИЯ

Г. Е. Григорян

Об участии «адаптационной системы мозга» в организации функциональной системы целенаправленного поведения

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР В. В. Фанарджяном 5/IX 1979)

Общность происхождения и развития (структуры, функции и химизма) адренореактивных структур ретикулярной формации (РФ) и симпатической нервной системы (1-3), а также результаты сравнительного изучения роли этих образований в условнорефлекторной деятельности (4-5) позволяли рассматривать их как «единую адаптационную систему мозга» (6). Сказанное, однако, вовсе не исключает те неизбежные эволюционные (морфо-функциональные) преобразования внутри этой системы, которые привели к формированию (из первичных четырех групп ретикулярных клеток Капперса) множества дифференцированных и сложно взаимосвязанных ядерных подразделений ствола и промежуточного мозга. Они наделены специфическими и вместе с тем общими (неспецифическими) для них функциями в нервной деятельности.

Проявляется ли специфичность функции адрено- и холинореактивных структур РФ и симпатической нервной системы только лишь в биологическом качестве функциональной системы (ФС) целенаправленного поведенческого акта? Исследованию этого вопроса посвящена настоящая работа. Опыты проведены на 5 взрослых беспородных собаках. Каждая из них обучалась двум инструментальным навыкам: один в форме локального позно-тонического подъема конечности при болевом или сигнальном раздражении, другой — прямолинейной побежки от старт-площадки к источникам пищи (рис. 1, А, Б). Животные обучались на один пусковой стимул подходить к левой, а на другой — к правой кормушке и подниматься на нее передними лапами. Сигналы подавались в случайной последовательности и в разных временных интервалах, по 6 раз в каждую сторону подкрепления, всего 12 сочетаний в опыте. В поведении учитывали: правильность выбора стороны подкрепления на каждый сигнал в отдельности; степень дифференцирования положительных условных раздражителей (рис. 1, Г); координационный «рисунок» и время двигательных реакций; биологическую направленность и «логическую» программу поведения. Использованы фармакологический и хирургический методы депривации адрено- и холинорецеп-

тивной функции РФ мозга. С этой целью применяли аминазин (альфа-адреноблокатор) в дозе 0,5—1,5 мг на 1 кг внутримышечно и атропин (М-холинблокатор) в дозе 0,03—0,05 мг на 1 кг подкожно. В первом варианте опытов (3 собаки) действие фармакологических средств изучалось после предварительного обучения животных двигательным навыкам, во втором (2 собаки) выработка инструментальных реакций осуществлялась на фоне действия лекарственных веществ в динамике. Всего проведено по 35 опытов с аминазином и атропином. После завершения фармакологической части экспериментов у всех собак производили десимпатизацию мозга путем удаления верхних шейных симпатических узлов. Особое внимание в поведении было уделено механизмам «принятие решения» к целенаправленному действию и «оценка» результатов совершенных действий, составляющим основные этапы логической программы «внутренней операциональной архитектоники» ФС поведенческого акта.

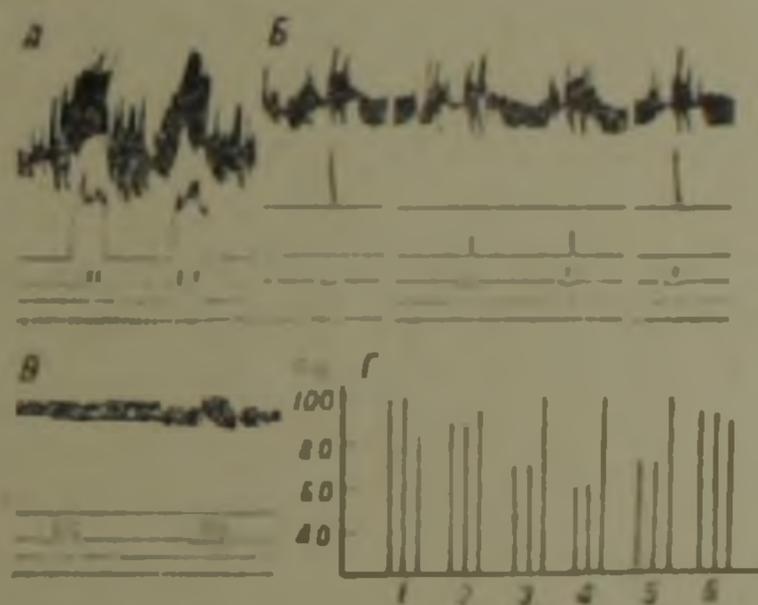


Рис. 1. Влияние аминазиновой блокады адрено-реактивных структур РФ на реализацию функциональной системы реакции избегания и выбора стороны пищевого подкрепления. А—фрагменты кинограммы локального избегания задних конечности в ответ на тон 1000 гц в контрольном опыте. Обозначения кривой сверху: дыхание, сгибание конечности, отметки сигнального и подкрепляющего стимулов, время (в 2 сек). Б—фрагменты кинограммы реакции выбора левой (на тон 400 гц) и правой (на тон 1000 гц) кормушек в контрольном опыте. Остальные обозначения те же. В—реакция избегания спустя 42 мин после введения аминазина (1 мг на 1 кг). Г—величина (средняя из 21 опыта) правильных действий по выбору стороны подкрепления. В каждой тройке столбиков: левый—выбор левой кормушки, средний—выбор правой кормушки, правый—дифференцирование положительных сигналов. 1—контроль, 2—через 15 мин; 3—через 30 мин; 4—через 45 мин; 5—через 3 ч; 6—на следующий день после введения аминазина

Проведенные опыты показали, что аминазиновое и атропиновое выключение соответственно адрено- и холинореактивных структур РФ малыми дозами одинаково расстраивает тонический компонент локальной реакции избегания, не препятствуя дальнейшей реализации двигательного оборонительного рефлекса. Складывалось впечатление, что инструментальная реакция превращается в «классическую», при которой активное движение конечности переставало надежно избавлять животное от болевого раздражения в заданные интервалы действия пусковой сигнализации. Иными словами, выпадение системообразующего фактора (результата действия) ФС, которым является избавление животного от болевой стимуляции, приводило к временному распаду данной ФС при полной сохранности структуры временной связи в двигательном условном рефлексе (УР). Полученные данные позволяют заключить, что в центральных механизмах формирования и реализации ФС локального избегания участвуют как адренореактивные, так и холинореактивные структуры РФ мозга и что адрено- и холинорецепторы структур центральной интеграции ФС реакции избегания более чувствительны к специфическим ингибиторам, чем таковые структур центральной интеграции классического оборонительного рефлекса.

Некоторое увеличение дозы препаратов приводило к полному нивелированию и простого типа оборонительных УР (рис. 1, В; 2, Б). При продолжении опытов в пищедобывательной ситуации было конста-

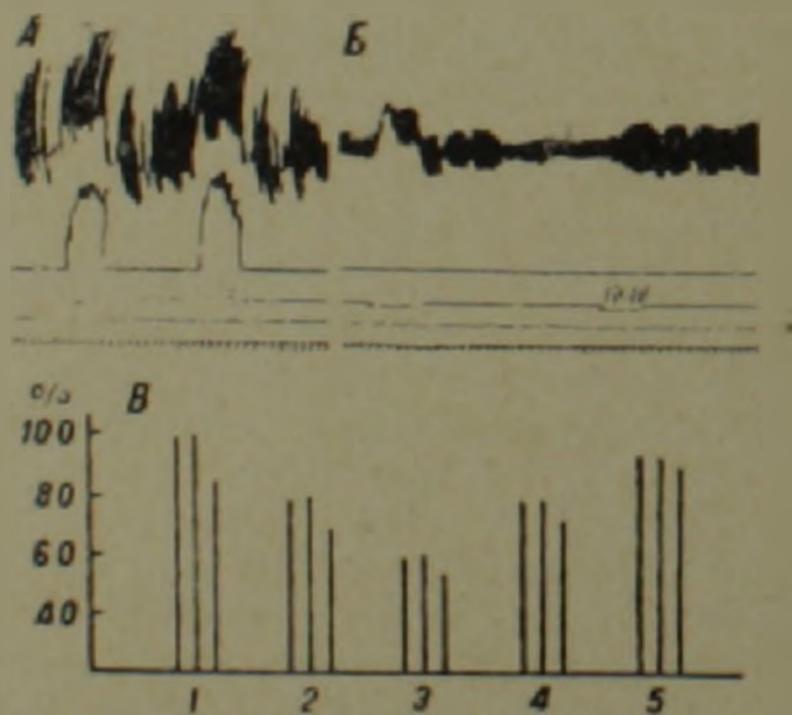


Рис. 2. Влияние атропиновой блокады М-холинореактивных структур РФ на реализацию ФС реакции избегания и выбора стороны пищевого подкрепления. А, Б—фрагменты кинограммы локальной реакции избегания соответственно до и спустя 20 мин после введения атропина (0,05 мг на 1 кг). В—величина (средняя из 21 опыта) правильных действий по выбору стороны пищевого подкрепления. 1—контроль; 2—через 15 мин; 3—через 25 мин; 4—через 3 ч; 5—на следующий день после введения атропина

тировано сохранение способности животных к ориентированной реакции-побежки к кормушке на любой из применяемых сигналов. Однако время двигательной реакции (от исходной позиции до подъема из кормушки) увеличивалось почти вдвое при действии аминазина (1 мг на 1 кг) и несколько уменьшалось или же оставалось без изменений при атропине (0,05 мг на 1 кг). Контрольная величина времени двигательной реакции-побежки животных равнялась в среднем 2,3—2,8 сек. Предъявление более сложной задачи — вероятностного, альтернативного выбора из двух только сигнализируемой в данный момент кормушки выявило статистически значимое снижение (на 35—40%) точности выполнения заданной ранее логической программы действия. Нарушилась также способность животных корригировать ошибки, несмотря на их постоянное неподкрепление (рис. 1, Г; 2, В). Примечательно, что при идентичных отрицательных эффектах аминазина и атропина на механизмы «принятие решения» и «оценка» достигнутых результатов данной ФС различалось их действие на процессы дифференцирования положительных сигналов. В случае аминазина они усиливались, что приводило даже к некоторому улучшению этого показателя, а при атропине результаты оказывались противоположными — растормаживалась дифференцировка и снижалась способность животных к правильному различению положительных (подкрепляемых в данный момент) стимулов (рис. 1, Г; 2, В). Следовательно, расстройством только тормозных процессов или же снижением восходящей активизирующей функции РФ трудно объяснить причины (механизмы) нарушения поведения в этих экспериментах.

Факты скорее свидетельствуют о специфическом, избирательном участии адрено- и холинореактивных структур РФ в узловых механизмах организации собственно логических процессов ФС целенаправленного поведенческого акта. Причем двигательные и логические программы действия нуждаются в разном количественном и качественном нейрохимическом (адрено- и холинергическом) обеспечении.

Аналогичные закономерности были выявлены при становлении реакции избегания и выбора стороны пищевого подкрепления на фоне действия аминазина и атропина.

Примечателен также факт общности в селективном, угнетающем действии десимпатизации мозга и аминазиновой блокады РФ в отношении оборонительной и отсутствие такового в отношении пищедобывательной условной реакции. Уже на второй неделе после двустороннего удаления симпатических узлов оборонительные рефлексыв претерпевали заметные изменения: удлинился латентный период, уменьшилось число положительных ответов, сократилось время двигательной реакции и, наконец, усилились все виды внутреннего торможения<sup>(4,5)</sup>. В то же время снизилась (на 20%) точность реакции выбора стороны подкрепления при 100-процентной реализации двигательных-пищевых УР. Спустя 1—1,5 месяца после десимпатизации оборонительные УР почти полностью исчезли, а условные передвижения к одной и другой

кормушке в ответ на каждый сигнал осуществлялись постоянно с некоторым замедленным (на 1,5 сек) темпом побежки. При этом ошибки в выборе стороны подкрепления достигли своего максимума (35%) и удерживались на этом уровне в течение 2—3 и более недель. После дополнительной тренировки отмеченные нарушения в поведении постепенно выравнивались (рис. 3).



Рис. 3. Влияние десимпатизации мозга на величину правильных действий по выбору стороны пищевого подкрепления 1—контроль; 2—в конце второй недели; 3—спустя 1,5 месяца; 4—спустя 2 месяца; 5—спустя 3 месяца после операции

Таким образом, специфичность функции РФ и симпатической нервной системы в высшей нервной деятельности проявляется не только в биологическом качестве поведения и в биоэлектрических «паттернах» соответствующих структур мозга, как это было показано ранее (5,7-10), но и в тех центральных механизмах, которые определяют целенаправленность поведения. Иначе говоря, адрено- и холинореактивные структуры РФ, подобно неспецифической системе таламуса, стриатума и другим подкорковым образованиям мозга (11, 12), наделены, очевидно, также высшими интегративными функциями. Последние, однако, могут быть адекватно выявлены при системном, мультипараметрическом подходе к анализу структурных основ поведения (11-13).

Следует особо подчеркнуть, что при общности функций разных уровней единой адаптационной системы мозга в организации двигательной и логической программ ФС поведенческого акта механизмы, обеспечивающие эти функции в своей нейрофизиологической и нейрохимической основах, могут быть разными.

Результаты настоящего исследования приводят к мысли о возможном участии адрено- и холинореактивных структур адаптационной системы мозга в развитии некоторых форм психопатологии: нарушении распознавания, концентрации внимания, избирательной целенаправленной реакции, памяти и др.

Институт биологии  
Академии наук Армянской ССР

Կլիսուղեղի ադապտացիոն սխտեմի մասնակցությունը նպատակասլաց վարքի կազմակերպման գործում

Փորձի պայմաններում, հաստի շների մոտ ուսումնասիրվել է ուղեղի ցանցային գոյացության և պարանոցի վերին սիմպատիկ հանգույցների ֆունկցիոնալ դերը կենդանիների վարքի «մտավոր» և սշարժողական ծրագրերի իրականացման գործում:

Այս նպատակով փորձի ենթակա կենդանիները ազատ պայմաններում վարժեցվել են ձայնային որոշակի ազդակների դեպքում հիմնական դրոթյունից շարժվել և մոտենալ ձախ կողմում տեղադրված կերակրատաշտին, իսկ մյուս ազդանշանի դեպքում՝ աչին: Բացի այս, նույն ձայնային ազդանշանների դեպքում, սակայն տարածքային այլ պայմաններում, կենդանիները վարժեցվել են կծկել հետին ծայրանդամը որոշակի քարձրության և պահել այն մինչև ազդակի վերջը (10—15 վրկ):

Ազդանշանները տրվել են պատահական հաջորդականությամբ և ժամանակի տարրեր հատվածներում:

Նշված նյարդային օրգանների ֆունկցիոնալ ուսումնասիրելու համար դիմել ենք ֆարմակոլոգիական և վիրաբուժական միջոցների: Այդ նպատակով կենդանիներին ներարկվել է ամինուդին, ատրոպին, ապա հեռացվել են նրանց պարանոցի վերին սիմպատիկ հանգույցները:

Ատացված տվյալները ցույց են տվել, որ ինչպես ցանցային գոյացությունը, այնպես էլ սիմպատիկ նյարդային համակարգությունն ունեն կարևոր դեր շարժումների պայմանական-ռեֆլեկտոր կարգավորման գործում: Բացի այդ նրանց դերը մեծ է նաև վարքի մտավոր ծրագրերի կազմելու և իրականացնելու մեջ՝ այսպես, ձայնային ազդակների ճիշտ ընտրության հիման վրա տրված խնդիրների ճիշտ լուծումը, ստացված արդյունքների գնահատումը և սխալ քայլի դեպքում, վերջինիս ուղղումը:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

<sup>1</sup> А. И. Кармян, Физиолог журн. СССР, т. 48, № 7 (1962). <sup>2</sup> Г. П. Жукова, Т. А. Леонтович, Журн. высшей нервной деятельности, т. 14, № 1 (1964). <sup>3</sup> О. Г. Бахлавиджян, Вегетативная регуляция электрической активности мозга, Изд. АН Арм. ССР, Ереван, 1967. <sup>4</sup> Г. Е. Григорян, I Всесоюзное совещание по проблемам вегетативной нервной системы и мозжечка, Изд. АН Арм. ССР, Ереван, 1961. <sup>5</sup> Г. Е. Григорян, Центральные и периферические механизмы нервной деятельности, Изд. АН Арм. ССР, Ереван, 1966. <sup>6</sup> Г. Е. Григорян, Биологический журн. Армении, т. 28, № 11 (1975). <sup>7</sup> П. К. Анохин, Журн. высшей нервной деятельности, т. 23, № 2 (1973). <sup>8</sup> Г. Е. Григорян, Журн. экспериментальной и клинической медицины, т. 4, № 3 (1964). <sup>9</sup> Г. Е. Григорян, ДАН Арм. ССР, т. 32, № 3 (1961). <sup>10</sup> Г. Е. Григорян, Журн. экспериментальной и клинической медицины, т. 15, № 5 (1975). <sup>11</sup> Г. Е. Григорян, Биологический журн. Армении, т. 26, № 9 (1973). <sup>12</sup> Г. Е. Григорян, Журн. экспериментальной и клинической медицины, т. 17, № 5 (1977). <sup>13</sup> Г. Е. Григорян, в сб. «Локализация и организация церебральных функций», «Наука», М., 1978.