

Г. Е. ГРИГОРЯН

К СИСТЕМНОМУ АНАЛИЗУ СТРУКТУРНЫХ ОСНОВ МЕХАНИЗМА
СОМАТОСЕНСОРНОЙ ОБРАТНОЙ АФФЕРЕНТАЦИИ
В ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННОМ ПОВЕДЕНИИ

Выявлено участие дорсальных и латеральных канатиков спинного мозга (мышечно-суставной рецепции) в механизме «результативной афферентации» исключительно для локальных позно-тонических форм поведенческих актов.

Результаты действия любого поведенческого акта могут стать реальным фактом, допускающим научный анализ, если будут учтены афферентные признаки полученных результатов, совокупность которых составляет обратную афферентацию, т. е. своеобразную модель результата [1]. Благодаря сенсорной информации о полученных результатах мозга через аппарат акцептора действия данной функциональной системы (ФС) контролирует полезность совершенного действия, а при необходимости осуществляет его коррекцию.

Обратная афферентация от результата действия содержит разную по сенсорной модальности информацию: тактильную, мышечно-суставную, болевую, зрительную и т. д. Проприоцептивные импульсы, возникающие при функционировании двигательного аппарата, определяют, по мнению П. К. Анохина [1], афферентацию, «направляющую движения». Эта категория афферентации, утверждает автор, еще недостаточна для того, чтобы дать нужную информацию центральной нервной системе о результатах совершенного действия. Для этого необходима афферентация и от всех сенсорных параметров, касающихся самого результата действия, т. е. «результативная афферентация».

Подобное объяснение вопроса адекватно, как нам представляется, прежде всего и больше всего для произвольной деятельности человека, а также для активно-приспособительного поведения высших животных при свободном взаимодействии с окружающей средой. Совершенно очевидно, что проприоцептивная афферентация сама по себе не может дать нужную информацию о том, «взял ли в руки стакан или чашка с чаем». Для этого необходимы дополнительные сведения о других сенсорных признаках совершенного действия, составляющих для данного случая результативную афферентацию. Это тактильное и температурное раздражение ладони с поверхности предмета, ощущение его весовых свойств. И, наконец, очень важным компонентом является зрительное восприятие.

контакта руки с предметом. Все это вместе взятое и обеспечивает нужную информацию о том, что результат действия соответствует исходному намерению — удовлетворению потребности человека в питье.

Однако, как показывают наши исследования, при некоторых видах инструментального поведения проприоцепция может выполнять роль и резульативной афферентации. К такой категории поведенческих реакций относится, в частности, позно-тоническая форма локального избегания болевого раздражения. В этой связи «мультипараметрический» подход к анализу структурных основ поведения [4—6] является принципиально важной предпосылкой для выявления и оценки истинной значимости проприоцепции (а также афферентных систем других модальностей) в обеспечении резульативности поведения определенного характера. Исследованию этого вопроса посвящена настоящая работа.

Дефицит в механизме обратной афферентации вызывали путем хирургической блокады спинальных проводниковых систем двигательного анализатора (дорсальных и латеральных канатиков) на уровне I и XI грудных позвонков. Выбор центрального способа деафферентации был вызван стремлением исследовать также и другой интересующий нас вопрос — удельную функциональную значимость рострального и каудального отделов «нежных» пучков дорсальных канатиков (ДК) спинного мозга в ФС поведенческого акта различной сложности приспособления. Предпосылками для постановки такой задачи служили ранние морфологические данные [5], согласно которым область, занимаемая лучками Голля в поперечнике ДК, прогрессивно суживается в каудо-ростральном направлении. Для решения этой задачи мы прибегли к методу поэтапного, двукратного повреждения ДК у одного и того же животного.

Методика

Опыты проведены на 12 взрослых беспородных собаках. Каждая из них обучалась двум инструментальным навыкам — один в форме локального позно-тонического избегания задней конечности, другой — прямолинейной побежки к кормушке с последующим подъемом на нее передними лапами. Запись движения производилась на кимоленте посредством пневмомеханической системы передачи [8]. С помощью электросекундомера автоматически измерялось время двигательной реакции побежки и латентный период локального избегания конечности. В каждый опытный день животным предъявлялись 8—10 сочетаний с интервалом 0,5—2 мин. Дорсальные канатики удалялись у 9 собак, а гемисекция боковой половины спинного мозга производилась у 3 по ранее описанному способу [7]. Опыты возобновлялись спустя 2—3 недели после операции. Область повреждения мозга контролировалась гистологически.

До мозговой операции животные имели прочно выработанные навыки в виде локального избегания болевого раздражения конечности и побежки к кормушке в ответ на одни и те же пусковые (звонок, зуммер, тон) сигнальные стимулы. Латентный период реакции избегания у собак равнялся в среднем 0,98—1,15 сек, время побежки к кормушке—2,0—2,5 сек.

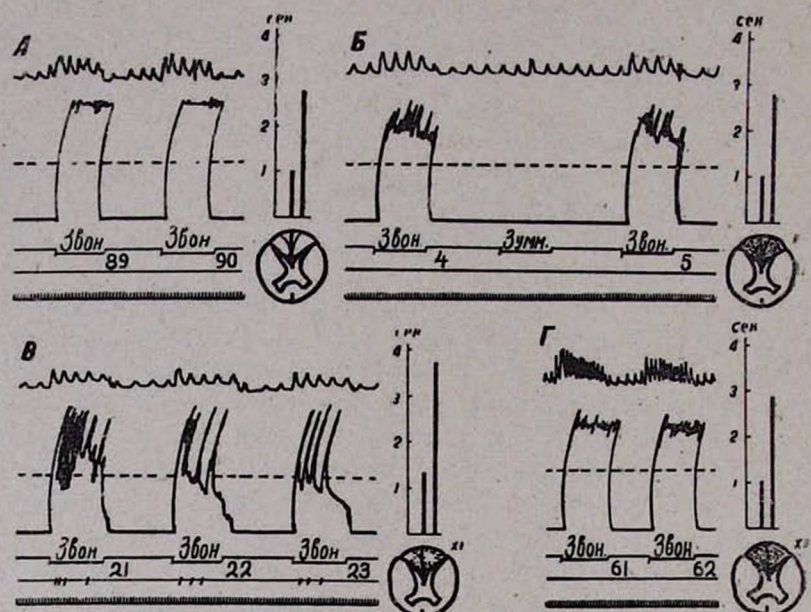


Рис. 1. Собака № 49. Локальные условные реакции избегания. А—контроль, Б, В—после двукратного удаления ДК спинного мозга соответственно на уровне I и XI грудных сегментов. Г—восстановление УР после второй спинальной операции. Обозначения кривой сверху. Дыхание, уровень замыкания тока, движение конечности, отметка условного стимула, цифры—порядковый номер сочетаний, отметка подкрепления, время в сек. Справа каждого фрагмента рисунка отмечены: латентный период реакции избегания (левый столбик), время побежки (правый столбик) и схема поперечного сечения спинного мозга. Черными точками указана область повреждения.

В первой серии исследований изучались последствия экстирпации ДК (протяженностью 5 мм) на ранее выработанные двигательные реакции и возможности образования новых после операции. Опыты показали, что независимо от того, повреждались ли ДК в I («высокая операция») или в XI («низкая операция») грудном сегменте спинного мозга, двигательные условные рефлексy (УР) сохранялись полностью. Однако при незначительном ослаблении тонического компонента реакции локального избегания конечности при «высоком» повреждении ДК насту-

пало резкое его расстройство при повторном «низком» повреждении. В первом случае животные продолжали быстро и надежно избегать болевого раздражения в заданный интервал действия сигнального стимула и совершать 100% пищедобывательную реакцию, как и в контрольных опытах (рис. 1 А, Б). После «низкой» деструкции ДК они временно, но полностью лишались позно-тонической реакции избегания, оказываясь в «зоне опасности» — неминуемого болевого раздражения (рис. 1 В). Удлинился также латентный период реакции избегания на 0,45—0,75 сек, а время побежки к кормушке увеличивалось до 4 сек (рис. 1). Повторная «инструментализация» реакции избегания наступала после 5—6 дополнительных опытов, на 40—50-ом сочетании (рис. 1 Г). Причем временные параметры реакции избегания и пищедобывания достигали дооперационного уровня уже через 2—3 опыта. Для исключения фактора операционной травмы как возможной причины большего нарушения тонической реакции избегания при повторном повреждении ДК были предприняты эксперименты с обратной последовательностью экстирпации ДК. Теперь первая («низкая») операция ДК вызывала у животного полный распад тонической реакции избегания, а повторная, произведенная на уровне I грудного позвонка, практически не изменяла характера кривой и скорости выполнения условной двигательной реакции избегания и пищедобывания (рис. 2 А-Г). Таким образом, разность в эффектах поэтапного, двукратного повреждения ДК связана не с дополнительной операционной травмой спинного мозга, а с локализацией повреждения. В принципе аналогичные результаты были получены и в другом варианте опытов, когда УР вырабатывались после мозговой операции. Характерных изменений со стороны дыхательной реакции у животных не было обнаружено.

Во второй серии опытов у собак (в количестве 3), у которых ампутировалась одна из задних лап, затем производилось одномоментное двустороннее повреждение дорсальных, дорсо-латеральных (тракт Мори-на) канатиков спинного мозга и боковой его половины на уровне XI грудного позвонка на противоположной стороне «условной» ноги. Такая постановка опытов была вызвана стремлением максимально сузить проприоцептивную афферентацию с оставшейся задней конечности и проследить за динамикой функциональных перестроек в сфере локомоции и состоянием инструментальных реакций избегания этой же конечности. После операции животные активно двигали задней лапой, реагировали на электрическое раздражение, но ходить, пользуясь этой конечностью, не могли. Через 2—3 недели нарушенная локомоторная функция задней ноги выравнивалась, и собаки могли уже передвигаться на всех трех конечностях. Условная реакция избегания появилась в первом же опыте на все предъявленные пусковые сигналы (рис. 3А). Обращает на себя внимание, однако, полное выпадение позно-тонической реакции задней конечности как на условный, так и безусловный раздражители (рис. 3 Б, В). Примечательным является также медленность восстанов-

ления нарушенного тонического компонента реакции избегания. Если при «низком» повреждении одних только ДК требовалось не более 40—50 сочетаний для упрочнения УР, то применение 150 и более подкреплений после комбинированной операции (удаления ДК и боковой гемисекции) все еще не приводило к желаемому результату—надежному избавлению от болевого раздражения в заданные интервалы действия

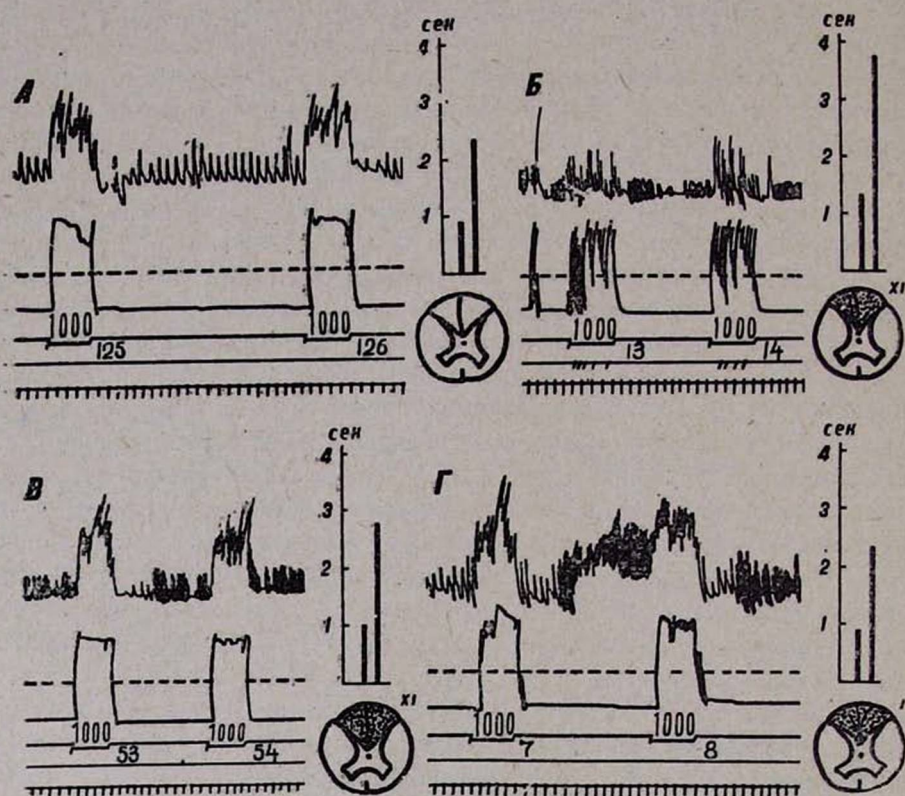


Рис. 2. Собака № 58. Локальные условные реакции избегания, выработанные на тон 1000 гц. А—контроль. Б, В—после удаления ДК спинного мозга на уровне XI и Г—на уровне I грудных сегментов. Обозначения те же, что на рис. 1.

условных стимулов (рис. 3В). В ситуации, аналогичной спинальной операции, образование новых позна-тонических УР оказалось более трудной задачей, чем воспроизведение ранее выработанных. Обычно у интактных собак физический компонент условного локального избегания появляется после 3—8 подкреплений, а тоническая реакция укрепляется на 35—40-ом сочетании. В случае одновременного выключения дорсальных и латеральных канатиков спинного мозга задерживается процесс становления и фазической (после 15—25 сочетаний) и, особенно, тонической (после 150 и более подкреплений) реакций.

Полученные данные свидетельствуют о разной функциональной зна-

чимости рострального и каудального отделов грудной части ДК, а также латеральных и вентральных мышечно-суставных афферентов спинного мозга в организации УР и ФС целенаправленной реакции избегания и пищедобывания. Такая функциональная дифференцированность проводящих путей двигательного анализатора имеет свое прежде всего морфологическое основание. Показано, в частности, на препаратах Марки сужение зоны, занимаемой лучками Голля в поперечнике ДК в каудо-ростральном направлении [7]. Это, вероятно, связано с уменьшением количества «прямых» афферентов «нежных» пучков, достигающих одно-

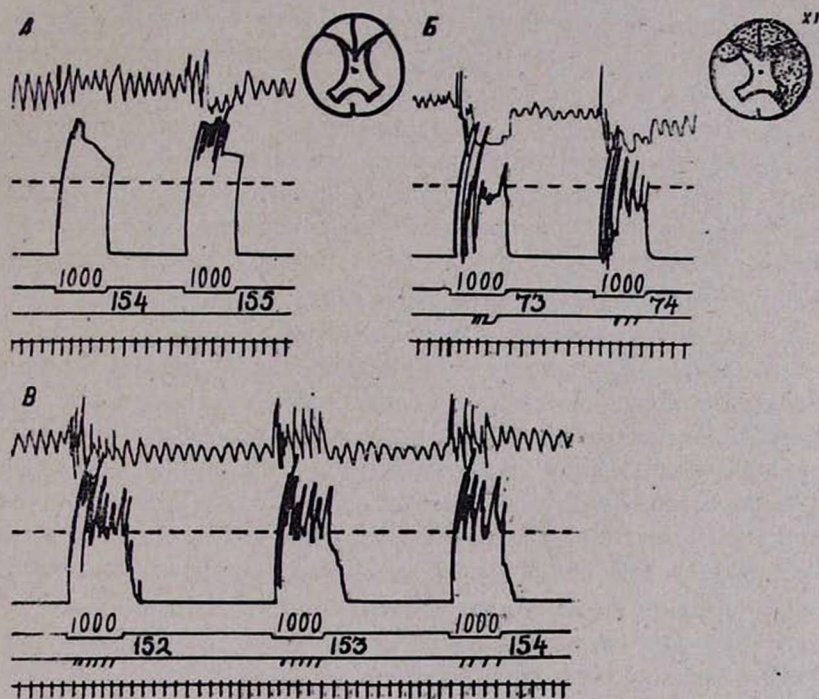


Рис. 3. Собака № 61. Локальные условные реакции избегания до (А) и после (Б, В) комбинированного двустороннего повреждения ДК, тракта Морина и боковой половины спинного мозга. Во время опыта ампутированная собака укладывалась в гамак. Обозначения те же, что на рис. 2.

именных ядер продолговатого мозга в составе ДК [9], и выходом части этих путей из состава ДК (в виде «окольных» путей) в боковые и вентральные тракты спинного мозга [7, 9].

Как отмечалось, подбор надежных параметров поведения—существенная предпосылка для правильной оценки значимости изучаемых структур мозга в высшей интегративной деятельности [5, 6]. В этой связи позно-тонический подъем конечности является достаточно эффективной индикацией, выявляющей причастность проприоцепции в механизмах результативной афферентации в целенаправленном поведении. Что же является результатом в использованном нами оборонительном

рефлексе и в реакции побегки к кормушке? Прекращение болевого раздражения конечности в одном случае и добывание пищи в другом являются результатами действия этих ФС. Деафферентация «работающих» конечностей и в связи с этим ограничение поступления проприоцептивной информации в центральные аппараты двигательной системы не нарушали структуры временной связи ни в локальном оборонительном, ни в общедвигательно-пищедобывательном УР. Вместе с тем достоверно изменились временные параметры двигательных реакций ($P < 0,001$), и, что более важно, избирательно выпало «главное организующее начало» ФС—ее конечный результат в виде реакции избегания болевого раздражения при одновременном сохранении результата действия ФС пищевого поведения у той же особи. Создается впечатление о превращении ФС реакции избегания в условный оборонительный рефлекс «классического» типа—поведения менее адаптивной формы. При этом животные лишались навыка полноценного локального избегания болевого раздражения в заданные интервалы действия пусковой сигнализации. Следует заметить, что аналогичная закономерность выявлена при повреждении таламического и коркового отделов двигательного анализатора, неспецифической системы таламуса, неостриатума, а также адрено- и холинореактивных структур мозга [4—6, 12], что свидетельствует о некоторой общности организации интегративной функции отмеченных образований мозга в целенаправленном поведении [3, 4]. Таким образом, потребность исполнительных мозговых центров движений в проприоцептивной информации оказывается неодинаковой для разных параметров ФС поведенческого акта [13, 14]. К такому заключению пришли также и другие исследователи [2, 15]. Иначе говоря, разность эффектов при одной и той же степени деафферентации органов движений преформирована разностью «объема сенсорного входа» и особенностями морфо-функциональной организации центральной архитектуры ФС данного адаптивного поведения. Следовательно, вопрос о роли и значимости проприоцепции в механизме обратной афферентации следует решать конкретно—по разным параметрам эфферентного интеграла данной ФС. Это общий принципиальный подход к исследованию структурных основ поведения [5, 6] применительно к механизму обратной афферентации [14].

Руководствуясь постановкой вопроса, что может, а что не может делать животное после деафферентации «работающей» конечности, некоторые ученые [16, 18, 20] пришли к полному отрицанию значения периферической соматосенсорной обратной связи в двигательном обучении вообще. И это понятно, если учесть недостаточность аналитической методологии, которой они придерживались в исследовании обсуждаемой проблемы. В этой связи системный подход является более перспективным, представляющим возможность дальнейшего развития и углубления поисков в этом направлении. Только в масштабе целой

ФС и с позиции мультипараметрического анализа поведения следует решать вопрос, нужен или нет локальный периферический сенсорный приток от функционирующего органа, вовлеченного в моторное обучение [14]. Таким образом, для системного анализа структурных основ поведения адекватна постановка вопроса, как выполняет животное заученное движение при дефиците сенсорной информации. Иначе говоря, встает вопрос об оценке эффективности (качества) целенаправленного удовлетворения биологической потребности в данной ситуации [17]. Именно на эту сторону поведения не обращали, к сожалению, должного внимания Конорский, Берман и их сотрудники [16, 20] при обсуждении собственных данных. Однако анализ их с позиции теории ФС делает совершенно очевидной односторонность концепции авторов о «центральной» обратной связи, как о единственном механизме регуляции заученных движений. Отдавая должное «программному» механизму управления произвольными движениями, думается, нет основания игнорировать и даже приуменьшать (в некоторых случаях!) организующую роль периферической проприоцептивной обратной связи в результативной афферентации. Показательна в этом отношении также и «модель» чесательной условной реакции у кошек, использованная Конорским и сотр. [16, 18]. После обширной деафферентации работающей конечности животные не утратили способность воспроизводить этот комплекс движений в ответ на сигналы. Остановившись на этом уровне констатации и трактовки фактов (поскольку классическая «дуга» рефлекса этим завершается), авторы пришли к выводу, что в чесательном УР информация о произведении движения не играет никакой роли. Но чтобы характеризовать состояние конечного результата чесательного УР после операции, следует прежде всего выяснить, что же является конечным результатом ФС чесательной реакции. Прекращение раздражающего действия на кожу (на ухо) является результатом чесательного УР. Таким образом, после деафферентации конечности сохраняется только грубый «рисунок» чесательного акта и необратимо исчезает результат деятельности ФС акта чесания. Не достигая цели, деафферентированные животные продолжают чесать «воздух» в ответ на сигнальные стимулы. Попытки авторов совершенствовать редуцированные чесательные УР путем неподкрепления не увенчались успехом, более того, УР начинали угасать.

Итак, мультипараметрический анализ поведения и оценка структурных основ механизма обратной афферентации позволяют заключить, что мышечно-суставная рецепция сама по себе может (без участия других сенсорных каналов связей) обеспечить тот афферентный механизм, который необходим для полноценного выполнения животным исключительно локальных позно-тонических форм заученных движений. И чем больше удельный вес новых координационных отношений в приобретенном двигательном акте, тем больше роль проприоцепции [15].

Совершенно иное положение, когда двигательный аппарат выполняет функции опоры и локомоции в заученных движениях, таких как «прицельный прыжок», «переход по перекладине», «прямая побежка к

кормушке» и т. д. Как показывают исследования [2], адаптивный характер этих и других общих произвольных двигательных актов обеспечивается согласованным участием многих анализаторных (сенсорных) систем [2, 3], хотя и здесь доля участия каждой из них может быть разной в каждом конкретном случае поведения.

Институт зоологии
АН Арм. ССР

Поступила 18/IV 1979

Գ. Ե. ԳՐԻԳՈՐՅԱՆ

ՀԵՏԱԴԱՐՁ ԱՖԵՐԵՆՏԱՑԻԱՅԻ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԱՅԻՆ ԿԱԶՄԻ
ՀԱՄԱԿԱՐԳԱՅԻՆ ԱՆԱԼԻԶԸ ՆՊԱՏԱԿԱՄԵՏ ՇԱՐԺՈՒՄՆԵՐՈՒՄ

Փորձերը ցույց են տվել, որ կամային որոշ տիպի շարժումներում (ծայրանդամների տարբեր բնույթի տոնիկական ռեֆլեքսների դեպքում) մկանա-նոդային ռեցեպցիան կարող է ինքնուրույն դեր խաղալ նրանց արդյունավետությունը ապահովելու գործում:

G. E. GRIGORIAN

SYSTEM ANALYSIS OF STRUCTURAL BASIS OF THE MECHANISM
OF SOMATIC RETURN AFFERENTATION IN BEHAVIOUR

It was established that the proprioception (dorsal and lateral columns of the spinal cord) may play a considerable role in the mechanism of „result-afferentation“ in the formation solely localtonically motor conditioning in dogs.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
2. Батуев А. С. В кн.: Теория функциональных систем в физиологии и психологии. М., 1978, стр. 195.
3. Гамбарян Л. С. Вопросы физиологии двигательного анализатора. М., 1962.
4. Григорян Г. Е. Биологический ж. Армении, 1973, 26, стр. 40.
5. Григорян Г. Е. Журнал exper. и клинич. мед. АН Арм. ССР, 1977, 17, стр. 45.
6. Григорян Г. Е. В кн.: Локализация и организация церебральных функций (тезисы международного симпозиума). М., 1978, стр. 51.
7. Григорян Г. Е. ДАН Арм. ССР, 1960, 31, стр. 57.
8. Григорян Г. Е. Журнал exper. и клинич. мед. АН Арм. ССР, 1962, 2, стр. 15.
9. Григорян Г. Е. Известия АН Арм. ССР (серия биол.), 1958, 11, стр. 29.
10. Григорян Г. Е. ДАН Арм. ССР, 1968, 47, стр. 245.
11. Григорян Г. Е. Биологический ж. Армении, 1970, 23, стр. 42.
12. Григорян Г. Е. Биологический ж. Армении, 1975, 28, стр. 21.
13. Григорян Г. Е. Известия АН Арм. ССР (биол. науки), 1963, 16, стр. 63.
14. Григорян Г. Е. Биологический ж. Армении, 1976, 29, стр. 10.
15. Козловская И. Б. Афферентный контроль произвольных движений. М., 1976.
16. Конорский Ю. Интегративная деятельность мозга. М., 1970.
17. Судаков К. В. Системные механизмы целенаправленных поведенческих актов (II анохинское чтение). М., 1977.
18. Янковская Э., Гурска Т. В кн.: Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности. М., 1960, стр. 248.
19. Glees P., Soler J. Zellforsch., 1951, 36, 381.
20. Taub E., Berman A. In: The Neurophys. of Spatially Oriented Behaviour, Homewood, Dorsey Press, 173, 1968.